Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Clausilium.

Eine morphologisch-physiologische Studie.

Von

M. v. Kimakowicz-Winnicki, Hermannstadt (Siebenbürgen).

Mit Tafel 11.

Im Jahre 1867 veröffentlichte v. Vest [1]) eine verdienstvolle Abhandlung über den Schließapparat der Clausilien. Er benutzte seine Studie namentlich dazu, die zahlreichen Vertreter der genannten Molluskenabteilung in mehr oder weniger scharf begrenzte Gruppen zu gliedern.

Wenn auch die v. Vest'sche Abhandlung anfangs, besonders bei Küster [2]), auf argen Widerspruch stieß, so wurde sie schließlich dennoch, namentlich durch Boettger [3]), zur Grundlage unseres heutigen Clausilien-Systems.

W. v. Vest ging in seiner Forschung vom Clausilium, dem Schließknöchelchen — wie er es nannte — aus und ordnete ihm alle Lamellen und Falten, die sich in der Gehäusemündung bilden, unter. Er sagte, es habe die Bestimmung, das Tier durch Abschluß von der Außenwelt gegen Feinde sowie gegen schädliche Witterungseinflüsse zu schützen, weshalb man das Clausilium als einen Vertreter

1) Über den Schließapparat der Clausilien, Hermannstadt, 1867.

2) Die Binnenkonchylien Dalmatiens. III. Die Gattung Clausilia, Bamberg 1875, p. 14 ff.

3) Clausilienstudien, Kassel 1877.

des Deckels anderer Gastropodengattungen ansehen könne. Die Beobachtung, daß das Clausilium das Gehäuse in der Regel nicht luftdicht abschließe, leitete ihn zur Annahme, daß es auch zur Respiration des Tieres in irgend welcher Beziehung stehe, dann aber auch die Bestimmung habe, die erforderliche feuchte Luft bei eintretender Dürre festzuhalten. Er findet für letztere Annahme darin eine Bestätigung, daß die auf nebligen Höhen und an Meeresküsten lebenden Arten ein schmäleres Clausilium oder auch gar keines bauen.

In betreff der Gaumenfalten ist v. Vest der Ansicht, daß sie, namentlich die stets durch Länge und Höhe ausgezeichnete oberste — die Principale —, die Bestimmung haben, dem geschlossenen Clausilium als Stützen zu dienen, auf welchen es sich wie auf Bahnschienen bewege und nach keiner Richtung abweichen könne. Von der Spirallamelle und der obersten Gaumenfalte (Principale) nimmt er ferner an, daß sie beim Austreten des Tierkörpers aus dem Gehäuse den Gang des Clausiliums regeln und das Abbrechen des Stieles verhindern. Der Autor meint ferner, daß die Unterlamelle immer der Form des Clausiliums angepaßt werde und daß die Oberlamelle so wie die Gaumenwulst die Bestimmung habe, die Mündung zu verkleinern, da ohne Abtrennung eines Teiles der darin steckende Körperteil sie nicht ganz ausfüllen würde. Von der Gaumenwulst meint schließlich v. Vest, daß sie dem Tier bei Drehungen und Wendungen des Gehäuses zu statten komme.

Dies wäre in wenigen Worten — der bezügliche Teil der v. Vest'schen Abhandlung füllt einen ganzen Druckbogen aus — die einzige bisher aufgestellte Ansicht über den sogenannten „Schließapparat" der Clausilien.

Ein besonders großes Interesse für das Studium der Clausilien veranlaßte auch mich, schon vor Jahren der gleichen Frage näher zu treten. Ich prüfte vorerst die v. Vest'schen Angaben und fand in den meisten Fällen keine Bestätigung dafür, was ja auch zu erwarten war, da v. Vest nur das Gehäuse und nicht auch das Tier zum Gegenstand seiner Untersuchungen gemacht hatte.

Mittels einer feinen Nadel setzte ich das Clausilium in Bewegung und konnte bei dessen Funktion bloß einen Zusammenhang mit der Unterlamelle feststellen, während alle übrigen Lamellen und die Gaumenfalten damit gar nicht in Berührung kamen oder doch nur in der Weise, daß das geschlossene Clausilium auf einer oder mehreren Falten ruhte. Die Behauptung v. Vest's, daß sich das

Clausilium über den Gaumenfalten wie auf Bahnschienen bewege und daß dessen Bewegung von der Spirallamelle und der Principale geregelt werde, entbehrt somit jeder Grundlage. Auch sah ich die ganze Mündung, also nicht nur das Interlamellare, sondern auch die Bucht, durch das ausgetretene Tier vollkommen ausgefüllt, die Oberlamelle und die Gaumenwulst mußten demnach eine andere Bestimmung haben, als v. Vest annahm.

Ich hatte schon manch wertvolle Beobachtung gemacht, doch zu einem Abschluß war ich noch nicht gelangt, als ich mich plötzlich in ein anderes Gebiet der Wissenschaft hineingedrängt sah, dessen mir bis dahin fremdes Studium all meine Kraft und Zeit erforderte, so daß ich alles andere beiseite legen mußte.

Als ich nun, wenigstens für einzelne Stunden, zu meinen früheren Forschungen zurückkehren durfte, war ich sehr überrascht, die Kenntnis über den Clausilien-Apparat auf ihrem einstigen Niveau in der seither erschienenen überreichen Molluskenliteratur wieder zu finden. Es hatte sich niemand mit dem so hoch interessanten Thema befaßt. Nur Simroth [1]) sprach die Vermutung aus, daß das Schließknöchelchen der Clausilien mit dem Trockenheits-Schutzdeckel anderer Lungenschnecken zu vergleichen sei, der aus dem Schleim des Mantelrandes gebildet werde, nur daß er hier an einer Seite mit der Spindel verschmilzt, sonst aber ringsum freibleibt. Ein andermal [2]) macht er die flüchtige Bemerkung, daß er das Clausilium für ein dauerndes Epiphragma halte, das sich mit der Schalenspindel verbunden habe.

Nun tat es mir leid, das Festgestellte nicht doch publiziert zu haben. Es ließ sich dies nicht mehr ändern, höchstens nachholen. Doch auch das Nachholen war so einfach nicht. In der langen Zeit war vieles meinem Gedächtnis entfallen, und die flüchtigen Notizen, die ich einstens aufzeichnete, waren mir zum größten Teil unverständlich geworden. Ich mußte also das Studium neu beginnen, wobei ich wieder auf Schwierigkeiten stieß. Ich verfügte nicht mehr über das frühere reiche Material. Die Terrarien, die ich in meinem Hausgarten unterhielt, waren zerfallen und ihre zahlreichen Bewohner, die ich einstens mit größter Sorgfalt gepflegt hatte, zugrunde gegangen. Ich mußte mich mit ganz bescheidenem, in der Eile aus nächster Nähe zusammengetragenem Material begnügen, in

1) In: Bronn, Klass. Ordn. Tier-Reich, Vol. 3, Abt. 3, 1908, p. 3.
2) a. a. O., 1909, p. 88.

der Annahme, daß ich in der Folge meine Forschungen ergiebiger werde entfalten können.

Meine Studie führte mich auch an Fragen vorüber, die bis jetzt entweder noch keine oder doch nur eine Erledigung fanden, die zu einer vollen Anerkennung nicht gelangte. Gerne hätte ich sie beiseite geschoben, da ein eingehenderes Studium geboten gewesen wäre. Leider ist aber die Frage, die ich im Nachfolgenden allein berühren wollte, so sehr mit den übrigen verknüpft, daß eine Trennung nicht möglich war.

Die Erforschung des Clausilien-Apparats erforderte nachfolgende Untersuchungen:

Pneumostom.

Neben anderen haben sich namentlich Simroth und Biedermann Verdienste um die Erforschung der Gastropoden-Locomotion erworben. Die große Anzahl der von ihnen durchgeführten Untersuchungen, ihre reichen Beobachtungen gestatten einen weiten Einblick in den so sehr komplizierten Bau der locomotorischen Schneckensohle.

Ich hatte mich ebenfalls dem Studium der Gastropoden-Locomotion zugewendet, und zwar geschah dies zu einer Zeit, wo ich die neue und neueste Literatur über das Thema noch nicht durchgesehen hatte. Es hatte dies den Nachteil, daß ich manche der bereits bekanntgewordenen Beobachtungen nicht heranziehen, andrerseits aber den großen Vorteil, daß ich unbeirrt die von mir eingeschlagenen Wege gehen konnte.

Im Nachfolgenden will ich nun die erreichten Endziele schildern, ohne mich jedoch auf eine Polemik gegenüber anderweitigen Forschungsresultaten oder auch nur auf einen Vergleich einzulassen. Es sollen eben alle Fragen, die sich nicht direkt um das Clausilium handeln, nur nebenbei berührt werden. Hervorheben möchte ich aber dennoch, daß die Resultate, die insgesamt so sehr von jenen anderer Forscher abweichen, durchaus nicht so einfach zu erreichen waren, wie dies nach den kurzen Ausführungen den Anschein hat. Oft forderten selbst geringfügige Feststellungen ein langwieriges Studium, zahlreiche Untersuchungen und ein geduldiges Beobachten, das gerade bei den Mollusken durch ihren andauernden Kontraktionszustand oft hart auf die Probe gestellt war.

* * *

Wird ein gelähmter *Limax* — ein normaler eignet sich nicht für das Experiment, da er die gewünschte Lage nicht einhält — auf den Rücken gelegt, so daß dessen noch funktionsfähige Sohle dem Beschauer entgegensieht, dann scheint es, als wenn am Schwanzende cystenartige Anschwellungen entstünden, die nach Erlangung einer bestimmten Ausdehnung durch die nächstfolgend entstehende nach vorn gedrängt werden. Das Gesamtbild des locomotorischen Mittelfeldes hat das Aussehen, als wenn sich eine Perlenschnur kontinuierlich kopfwärts bewege. Legt man nun irgendeinen kleinen Gegenstand auf eine beliebige Stelle des sich wellenartig bewegenden Sohlenfeldes, dann wird er, wenn er noch so unscheinbar ist und etwa aus einem Bruchstück eines Stubenfliegenflügels besteht, sofort in rhythmische Bewegung versetzt. Aufs höchste überrascht ist man durch die Erscheinung, daß der Gegenstand nicht der Richtung der Wellen folgt, sondern sich gerade entgegengesetzt dem Schwanzende nähert, wo angelangt er einfach von der Sohle herabfällt.

Schon dies eine Experiment macht es vollkommen klar, daß die locomotorische Funktion nicht, wie allgemein angenommen wird, darin besteht, daß die Sohle nach vorn gedehnt werde, es wird vielmehr durch die Funktion die Kriechfläche nach hinten gestoßen und auf diese Weise der Schneckenkörper nach vorn geschoben.

Um einen weiteren Beweis für die Richtigkeit der angeführten Beobachtung zu erwerben, legte ich eine erwachsene *Pomatia pomatia* (Lin.) in ein Zylindergläschen von 100 mm Durchmesser, das ich mit einer 35 g schweren Glasplatte zudeckte. Das Tier gelangte manchmal, an der Gefäßwand emporkriechend, bis auf die Glasplatte. Im Weiterkriechen stieß es mit dem Kopf an die gegenüberliegende Gefäßwand und blieb stehen, ohne jedoch das locomotorische Wellenspiel einzustellen. Die Platte begann, doch diesmal nicht in rhythmische, sondern in kontinuierliche Bewegung zu geraten. Sie wurde nach hinten geschoben. Häufiger kam es jedoch vor, daß das Tier sich schon beim Hinaufkriechen an der Gefäßwand mit dem Kopf an die Deckplatte stemmte, diese hob und dann durch die entstandene Spalte zu entfliehen suchte. Ich steigerte durch Belastung die Schwere der Platte auf 250 g. Auch hier gelang es fast jedem ausgewachsenen Individuum die Platte wegzuschieben oder in die Höhe zu heben. Die Bewältigung einer derartigen Last wäre zuverlässig ausgeschlossen, wenn die Bewegung durch Dehnung der Sohle nach vorn erfolgte. In diesem Falle müßte die Spitze der Sohle allein

die Arbeit verrichten, während im anderen die ganze Sohlenfläche auf das Gewicht der Platte einwirken kann.

Einen hervorragend wichtigen Beweis für die Kraftäußerung der Sohle nach hinten hat bereits Biedermann [1]) in einer Studie, doch in anderer Richtung ausgenutzt und dabei die auffallendste Erscheinung übersehen. Es handelt sich um das Experiment, auf welches Künkel [2]) zuerst aufmerksam machte, der einem kriechenden *Limax tenellus* den Kopf abschnitt und dann beobachtete, daß letzterer „sozusagen nach vorwärts sprang". Sprünge nach vorn können aber nur dann ausgeführt werden, wenn die Kraftäußerung nach hinten auf die Bodenfläche erfolgt, doch niemals, wenn die Sohle, sei es durch „extensil" wirkende Muskelfasern, wie dies Simroth annimmt, oder peristaltisch, wofür Biedermann eintritt, nach vorn gedehnt wird.

Ein wesentlicher Bestandteil der Locomotion ist bei den Gastropoden das Haftvermögen der Sohle an der Kriechfläche. Damit wird die rhythmische Bewegung in eine kontinuierliche überführt. Durch die Enthauptung geht bei *Limax tenellus* dieses Haftvermögen verloren, und es kommt nach der Operation die erstbezeichnete Bewegungsart wieder zur Geltung.

Die Funktion der Sohle in caudaler Richtung, die ich im Nachfolgenden der Kürze halber mit „Repuls-Locomotion" bezeichne, benutzt *Pomatia pomatia*, worüber ich mich später ausführlicher äußern werde, oft dazu, um ihr Gehäuse mit einer Winterschutzdecke zu versehen.

Bei Basommatophoren, die mit nach unten hängendem Gehäuse an der Wasseroberfläche kriechen, eigentlich schwimmen, ist während der Bewegung die Sohle in voller Tätigkeit, was leicht daran erkannt werden kann, daß ein auf sie gelegter Gegenstand alsogleich in der Richtung gegen das Schwanzende zu gleiten beginnt. Die Bewegung erfolgt kontinuierlich und nicht rhythmisch, wohl deshalb, weil die dazwischenliegende, sich ununterbrochen neu bildende Schleimschicht der Sohle in Bandform ebenfalls nach hinten geschoben wird, was übrigens auch bei den Stylommatophoren beim Kriechen auf dem Lande stattfindet. Das Wegschieben des Schleimbandes genügt gewiß nicht, um das Tier unter dem Wasserspiegel

1) Innervation der Schneckensohle, in: Arch. ges. Physiol, 1906, p. 259.

2) Beobachtungen an Limax und Arion, in: Zool. Anz., Vol. 26, 1903, p. 560 ff.

in Bewegung zu setzen, es greift vielmehr die Repulsion, worauf ich später zurückkommen werde, auch auf den Körper über, und damit wird die Locomotion veranlaßt. Der Sohle fällt dabei die Aufgabe zu, das Tier an der Wasseroberfläche festzuhalten und dem Einsinken entgegen zu wirken, was ihr durch kahnförmige Krümmung gelingt.

Nach Feststellung der aufgezählten Argumente hielt ich mich für vollkommen berechtigt, die Repuls-Locomotion der Gastropoden als unumstößliches Faktum zu betrachten, und hoffte auch auf dieser Grundlage das weitere Studium der Locomotionsfrage erfolgreich durchführen zu können.

Nun trat sogleich die Anforderung in den Vordergrund, für die Repulsation eine Erklärung zu finden. Es war dies zweifellos die schwerste Aufgabe in der ganzen Locomotionsfrage. Eine weitere Steigerung erfuhr die Schwierigkeit namentlich durch das Wellenspiel, das ja gewiß an der Locomotion mitbeteiligt sein mußte. Doch ein derartiges durch Muskelfunktion hervorgerufenes Bild konnte unmöglich mit der Repulsation in irgendwelchen Zusammenhang gebracht werden.

Nach zahlreichen Experimenten, Untersuchungen und Beobachtungen, nach unzähligen Quer- und Fehlgängen gelangte ich schließlich zur Überzeugung, daß die sogenannten locomotorischen Wellen mit irgendwelcher Muskelfunktion in keinerlei direktem Zusammenhang stehen, daß sie also keinesfalls durch Muskeltätigkeit zustande kommen können.

Wird eine Glasplatte, auf der eine *Pom. pomatia* vertikal nach aufwärts kriecht, ohne jede Erschütterung derartig gewendet, daß der Kopf der Schnecke nach unten zu liegen kommt, daß sie nun also abwärts kriecht, dann verschwinden plötzlich alle Wellen, und die Locomotion kommt ohne solche zustande. Wendet sich das Tier und kriecht mit dem Kopfende wieder nach oben, dann erscheinen in der jeweilig nach oben sich bewegenden Sohlenpartie die Wellen allsogleich wieder, während der bis zum Wendepunkt abwärts ziehende Sohlenteil ohne Wellen bleibt. Wird während des Aufwärtskriechens an dem Gehäuse gezogen, dann verschwinden die Wellen auf Augenblicke, wird es an den Körper angedrückt, dann erreichen jene ganz auffallende Breite und fallen besonders kräftig ins Auge. Wird die gleiche Schneckenart in ein Glasgefäß eingekerkert, das mit einer Glasplatte zugedeckt ist, und gelingt es ihr einmal die Platte zu verschieben oder zu heben, dann wird sie den

Versuch zu entfliehen, namentlich an einem Frühlings- oder Frühsommertag, wenn nach längerer Trockenheit ein warmer Regen beginnt, bald in gleicher Weise wiederholen, wenn man sie das erstemal daran hinderte. Beschwert man, ehe dies eintritt, die Platte entsprechend, dann stemmt sich das Tier mit dem Kopf an die Platte oder die Gefäßwand und bietet, bei starker Verkürzung und Verbreiterung der Sohle, alle Kraft auf, um die Decke wegzustoßen. Während der ganzen Dauer des Druckes, der auch minutenlang anhalten kann, sieht man alle Wellen, sich auffallend verbreiternd, stabil bleiben, und andere, wenig deutliche, ziehen in rascher Folge darüber hinweg. Einer ähnlichen, jedoch nicht so sehr andauernden Erscheinung begegnen wir, wenn eine nach aufwärts an einer Glasplatte emporkriechende *Pom. pomatia*, namentlich wenn sie belastet ist, erschüttert wird. Bei *Aplysia*, *Pomatias*, *Litorina* u. a. ziehen die Wellen in umgekehrter Richtung von vorn nach hinten, und doch bleibt die Wirkung die gleiche; die Tiere kriechen nach vorn und nicht nach hinten.

Die angeführten sowie ähnliche anderweitige Erscheinungen schließen die Annahme aus, daß die Wellen durch Muskeltätigkeit entstehen. Ebenso könnten die Wechselerscheinungen im Wellenphänomen nicht durch eine etwaige Myosingerinnung Aufklärung finden, während die Annahme, daß die Wellen als Reflexe aufzufassen seien, die durch das die Sohle durchströmende Blut entstünden, wohl die größte Aussicht auf einen Erfolg hätte. Störungen in der Circulation können nach zahlreichen Veranlassungen auftreten, und Reflexe sind ebenfalls vielen Veränderungen unterworfen. Entstehen aber die Wellen durch Blutschwellung, dann ist letztere, infolge des energischen Auftretens der ersteren, unbedingt an der Locomotion mitbeteiligt. Eine Erklärung dafür, in welcher Weise dies mit Aussicht auf einen Erfolg geschehen könnte, ist gewiß nicht schwer aufzufinden. Es bedarf nur der Vorstellung:

1. Daß die Längsmuskelfasern der Sohle durch die zahlreichen Commissuren des Pedalnervensystems in ebenso viele Kontraktionsfelder gegliedert sind;

2. daß nach erfolgter Auslösung die Kontraktion der Muskeln in der Richtung des Kopfes erfolgt und nach feststehender Ordnung von Bezirk zu Bezirk fortschreitet;

3. daß mit der Kontraktion der Muskeln auch die zahlreichen Hohlräume des gleichen Bezirkes mit kontrahiert werden;

4. daß infolge dieser Kontraktion das Blut aus den Hohlräumen

in das Lacunensystem an der Innenwand des Integuments gedrängt wird;

5. daß das Blut aus den Lacunen, nach jeweiliger Erschlaffung einer Muskelgruppe, in die Hohlräume des gleichen Kontraktionsbezirkes mit entsprechender Gewalt hineingepreßt wird und jene in caudaler Richtung ausdehnt.

Die zahlreichen Stöße, die auf diese Weise durch das Einströmen des Blutes in die Hohlräume entstünden, würden unbedingt ausreichen, die Kriechfläche nach hinten, bzw. den Körper nach vorn zu stoßen. Es würde sich somit nur darum handeln, eine Kraft zu ermitteln, die geeignet wäre, die Blutströmung in entsprechender Weise zu regeln.

Ehe ich auf dieses Thema weiter eingehe, will ich mich über eine Erscheinung äußern, die BIEDERMANN[1]) als Nachweis für peristaltische Locomotion in Anspruch nimmt.

Die *Pom. pomatia*-Sohle ist von zahlreichen Drüsen durchsetzt, die beim Kriechen des Tieres auf einer Glasplatte schon bei Lupenvergrößerung als kleine weiße Punkte wahrgenommen werden können. Faßt man einen dieser Punkte ins Auge, dann hat es den Anschein, als wenn jede darüber fortschreitende Welle diesen eine Strecke nach vorn schiebe. Die gleiche Beobachtung kann man an jeder anderen Landschnecke machen, wenn man in ihrer Sohle mittels eines fein zugespitzten Tintenstiftes einen Punkt eintätowiert. Die Erscheinung beruht auf einer Täuschung, die in der Art zustande kommt, daß der Vorstoß des Punktes und die Welle, die dies zu besorgen scheint, ein- und demselben Pulsionsrhythmus ihre Entstehung verdanken.

Bezüglich der Sohlenpulsation gibt ein Experiment sicheren Aufschluß darüber, daß sie mit der Herzpulsation in keinerlei Zusammenhang stehe. Es handelt sich um jenes, welches BIEDERMANN[2]) dazu benutzte, um aus Gehäuseschnecken künstliche Nacktschnecken darzustellen. Nach Unterbindung des Nackens schnitt er *Pom. pomatia* Bruchsack samt Gehäuse über der Ligatur weg. Durch die Operation verlor die Schnecke neben anderen Organen ihr Herz und den größten Teil ihres Kreislaufsystems, sie kroch aber trotzdem, wie vorher, noch tagelang umher.

---

1) Locomotorische Wellen der Schneckensohle, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 107, 1905, p. 11.

2) l. c., p. 40.

Wichtig schien mir die Beobachtung, daß die Landschnecken im Zustand der Ruhe ihr Atemloch entweder geschlossen oder halb geöffnet haben. Kurz vor Beginn der Locomotion hingegen wird es weit geöffnet, dann wieder geschlossen, und diese Tätigkeit währt an, so lange die Locomotion fortdauert. Es fiel mir ferner auf, daß Landschnecken, ins Wasser gelegt, darin viel langsamer kriechen als außerhalb dessen, ja daß einige, wie kleine Campylaeen, manche Clausilien etc., nicht imstande sind daraus hervorzukommen und hilflos ersticken. Auch die Wasserschnecken bewegen sich in dem ihnen vertrauten Element weit weniger rasch als Landschnecken auf dem Lande. All dies deutete darauf, daß die während des Kriechens in erhöhtem Maße aufgenommene Luft für die Locomotion ein Erfordernis sei und daß höchstwahrscheinlich durch Luftdruck das Blut aus den Lacunen in die Hohlräume der Sohle hineingepreßt wird, sobald die Erschlaffung der Längsmuskelfasern nach ihrer Kontraktion erfolgt.

Die Beteiligung des Luftdruckes an der Locomotion findet ferner in der großartigen muskulösen Entwicklung der Leibeswand eine wesentliche Stütze, während andrerseits die Entwicklung der Leibeswand infolge des zu leistenden Widerstandes leicht erklärt werden kann, was sonst nicht möglich wäre.

Von den zur Erforschung des pneumatischen Apparats der Gastropoden durchgeführten Experimenten will ich einige hier folgen lassen.

Ich führte bei verschiedenen in Locomotion befindlichen Landschnecken Fremdkörper in das Atemloch ein. Infolge des Reizes, den erstere verursachten, wurde das letztere geschlossen. Die Tiere schienen sehr beunruhigt und suchten möglichst rasch zu entfliehen. Doch bald darauf war zu beobachten, daß sich der Wellengang wesentlich verlangsamte, ja in vielen Fällen gänzlich aufhörte. Die Wirkung des Experiments war aber nicht von langer Dauer. In einiger Zeit hatten sich die Tiere an den Reiz gewöhnt, öffneten und schlossen trotz Fremdkörper das Pneumostom nach Bedarf, und die frühere Beweglichkeit trat wieder ein.

Auffallend war bei diesem Versuch das Benehmen vom *Pom. pomatia* in einigen Fällen. Sie kroch mit dem vorderen Teil der Sohle über das aus dem Atemloch vorstehende Hölzchen hinweg, bog dann den Kopf nach unten und setzte ihre Bewegung an dem hinteren Teil der Sohle fort, so daß das Hölzchen zwischen den beiden Sohlenteilen wie zwischen den Blättern eines geschlossenen

Buches eingeklemmt war. Nun wendete das Tier den Körper nach der entgegengesetzten Seite und zog den Fremdkörper aus dem Atemloch heraus. Diese sowie auch die oben erwähnte Beobachtung, daß ein in einem Gefäß gefangen gehaltenes Individuum den Versuch zu entfliehen, wenn man es das erste Mal daran hinderte, in gleicher Weise wiederholt, deuten auf eine ziemlich hohe instinktive Begabung bei *Pom. pomatia.*

Ich injizierte zahlreiche Arten mit verschiedenen Farbstoffen. Bei den Gehäuseschnecken war der Erfolg nicht von Bedeutung. Wurde durch das Atemloch injiziert, dann gelangte die Flüssigkeit nicht in den Körpersinus und rann auf gleichem Wege, wie sie eingedrungen war, wieder aus. Eine Injektion in den Körpersinus durch die Leibeswand war schwer durchzuführen und gelang auch nur in einzelnen Fällen, da das Tier sich gleich nach dem Eindringen der Spitze des Injektionsapparats oft blitzschnell in das Gehäuse zurückzog. Bei *Pom. pomatia* nahm die Körperwand bei Anwendung von Methylenblau eine grüne Färbung an. Doch wie die Färbung vor sich ging, konnte nicht beobachtet werden, da sich das Tier für längere Zeit in das Gehäuse zurückgezogen hatte.

Um vieles günstiger gestalteten sich die Versuche bei Nacktschnecken, die ich durch das Pneumostom injizierte. Die Färbung des Integuments erfolgte sofort nach Einführung des Farbstoffes in die Leibeshöhle und gewann am Kopf immer mehr an Intensität, die sich gegen das Schwanzende allmählich fortsetzte, bis schließlich der ganze Körper gleichmäßig gefärbt war. Bloß der Mantel, der anfangs nur wenig verändert wurde, blieb immer heller als die übrigen Körperteile. Die mit Methylenblau gefärbten Tiere glichen in ihrem neuen Schmuck auffallend dem *Limax coerulans* M. Blz., die Farbe war bis an die Epithelzellen und zwischen diese eingedrungen. Die Raschheit, mit welcher dies geschah — einige Sekunden genügten hierfür — läßt keinen Zweifel darüber aufkommen, daß das Eindringen des Farbstoffes in sämtliche Hohlräume durch pneumatischen Druck erfolgte.

Eine überraschende Erscheinung trat auf, wenn eine gesättigte Karmin-Wassermischung injiziert wurde. Die Färbung vollzog sich in diesem Falle um vieles langsamer, so daß ihr Fortschritt genau beobachtet werden konnte. An der Sohle begann sie bloß am Kopfende und gewann hier auch immer mehr an Intensität. Sie pflanzte sich von da allmählich gegen das Schwanzende fort, bis schließlich die ganze Fläche gleichmäßig gefärbt war. Mit dem Fortschreiten

der Färbung ging aber nicht nur die Locomotion, sondern auch das Haftvermögen der Sohle verloren, und in kurzer Zeit war das Tier in seinen Bewegungen vollständig gelähmt, während die Muskelfunktion noch lange erhalten blieb. Die Karminkörnchen hatten das Capillarsystem, welches die Lacunen mit den Hohlräumen der Sohle verbindet, verlegt und die Flüssigkeitszirkulation unmöglich gemacht, was auch den Tod der Tiere oft schon nach einigen Stunden herbeiführte.

Mit diesem Experiment war nachgewiesen, daß die durch Luftdruck zustande kommende Blutschwellung der Sohle allein die motorische Kraft ist, die die Locomotion veranlaßt, während sich die Muskeltätigkeit nur indirekt daran beteiligt.

Doch nicht nur die Sohle allein, sondern auch das ganze übrige Integument wird durch in Hohlräume hineingedrängtes Blut geschwellt. Auch Biedermann und Simroth [1]) haben beobachtet, daß über die Körperrunzelung Wellen wegschreiten, die sich sowohl nach hinten wie auch nach vorn bewegen können. Erstere erfolgen durch Blutschwellung, letztere durch Muskelkontraktion. Durch diese Tätigkeit der Leibeswand kommt bei den Basommatophoren das Schwimmen unter der Wasseroberfläche zustande.

Die Injektion mit Farbstoffen, die sich im Wasser vollständig lösen und auch nicht ätzend wirken, hat keine nachteiligen Folgen auf die Tiere, sie bleiben aber, wie es scheint, bis an ihr Lebensende gefärbt, wenn auch die Intensität der Färbung nach einigen Wochen merklich abnimmt. *Arion hortensis* Fer. und *Arion bourguignati* Mabil., die sich durch ein sehr kräftig entwickeltes, dickwandiges Integument auszeichnen, überwinden in Fällen, wo ihnen keine besonders reiche Karminzuführung zugedacht war, die anfängliche Lähmung, beginnen wieder zu kriechen und leben wochenlang weiter. Es scheint dies mit ihrem besser entwickelten pneumatischen Apparat im Zusammenhang zu stehen, der die anfänglichen Schwierigkeiten schließlich dennoch überwindet.

Verliert eine Nacktschnecke ihr Schwanzende, dann hat dies auf die Locomotion wenig Einfluß. Die reiche Muskulatur zieht die Wunde vollständig zusammen, und es kann im Körpersinus immerhin eine Luftpressung zustande kommen. Anders verhält es sich, wenn eine größere Wunde die Seitenwand eines Tieres durchbricht. Jene kann nicht kontrahiert werden, und das Kriechen des Tieres

1) In: Zool. Ctrbl., Vol. 15, 1908, p. 110.

wird unmöglich. Ich machte in den hinteren Teil einer Seitenwand von *Arion hortensis* eine mehrere Millimeter lange Schnittwunde. Der hintere Teil der Sohle war damit gelähmt, während der vordere noch in Funktion blieb und auch den hinteren nachzog. Bei einem anderen Präparat wurde die Wunde zwischen Kopf und Schild gemacht, womit die Lähmung des vorderen Sohlenteiles eintrat. In diesem Falle schob die noch funktionsfähige hintere Sohlenhälfte den vorderen gelähmten Teil nach vorn. Mit der Lähmung der Kopfhälfte kam auch das Ausstülpen der Tentakel nicht wieder zustande. In beiden Fällen der Verwundung dauerte die partielle Locomotionsfähigkeit nur kurze Zeit an, dann folgte gänzliche Lähmung.

Bei diesem Versuch wurde ich durch jeweilig auftretene partielle Lähmung auf die Zweiteilung des Körpersinus aufmerksam, die der Gruppierung der Pallialorgane während der Locomotion ihre Entstehung verdankt. Man kann diese Lagerung namentlich gut bei durchscheinenden Individuen des *Limax arborum* beobachten, doch auch bei *Limax variegatus*, wenn er für einige Tage in einem Gläschen mit Glasdeckel oder Glasstöpsel dem Lichte, doch nicht der Sonne, ausgesetzt war. Das Integument wird dann gut durchscheinend und gestattet die Beobachtung der Pallialorgane. Um das Leben des Tieres braucht man nicht besorgt zu sein, es hält einzeln eingekerkert in einem 100 g-Gläschen, das mit Glasstöpsel verschlossen ist, ohne Luftzutritt und Nahrungsaufnahme und, wie es scheint, ohne Schaden zu leiden, ein halbes Jahr und länger bei 4—16° C Wärme aus.

Der größte Teil der Pallialorgane liegt während des Kriechens unter dem Mantel zusammen gedrängt und scheidet septenartig den Körpersinus in zwei Räume. Dies läuft offenbar auf die Konstruktion eines Doppelgebläses hinaus, wie dies in erhöhter Vollkommenheit bei den Gehäuseschnecken erhalten blieb. Hier funktioniert der Intestinalsack als Luftsauger, der Körpersinus als Windsammler und der Nackenkanal, der beide verbindet, als Ventil. Bei den Nacktschnecken bildet der Kopfsinus den Windsammler, und damit findet auch die künstliche Färbung der Sohle in der Richtung vom Kopf gegen das Schwanzende eine Erklärung. Dem Hinterleibsinus fällt die Rolle eines Luftsaugers zu, während eines der Pallialorgane als Verbindungsventil funktioniert. Durch diese Doppelgebläseeinrichtung wird der Druck auf das die locomotorische Sohle schwellende Blut ein kontinuierlicher, während er im anderen Falle

in rhythmischer Folge wirken müßte, was die Bewegung nichts weniger als günstig beeinflussen würde.

Durch das Einpressen der Luft in den Windsammler kommen oft rhythmische Schwellungen bei jungen und anderen Schnecken mit dünnwandigem Integument in der Nähe des Kopfes vor. Diese Erscheinung hat Biedermann [1]) irrtümlich als „Verdickungswellen" gedeutet.

Aus der Einrichtung des locomotorischen Apparats geht aber auch zur Genüge deutlich hervor, weshalb die Gastropoden nicht wie etwa die Würmer rückwärts kriechen können. Die Störungen im Wellengang finden ferner damit oft auch ihre Aufklärung. Kriecht eine *Pom. pomatia* an einer Glasplatte empor und wird an ihrem Gehäuse gezogen, dann erfolgt eine Dehnung der Körperwand und damit eine Vergrösserung des Sinus. Der pneumatische Druck wird geringer, und die Wellen verschwinden. Drückt man das Gehäuse an den Körper, dann wird der Luftdruck gesteigert, und die Wellen müssen kräftiger hervortreten. Soll eine große Last bewältigt werden, dann wird das Blut in die Kontraktionsfelder solange hineingepreßt, bis die sich verlängernden Hohlräume den Körper, der die Last trägt, nach vorne schieben. Während der ganzen Dauer des Druckes bleiben die Wellen stabil, usw.

Ehe ich das Kapitel über die Gastropoden-Locomotion schließe, möchte ich noch hervorheben, daß der Nachweis der Mitbeteiligung des Luftdruckes an der Fortbewegung der Tiere für mich von hervorragender Bedeutung und größtem Interesse war, da damit ein Mittel geboten wird, die Gastropoden-Asymmetrie einfach und in jeder Richtung befriedigend so wie auch manch andere Erscheinung aufzuklären. Ich werde später darauf zurückkommen und vorerst weitere Untersuchungen über die Funktion des Pneumostoms hier folgen lassen.

Bei einer retrahierten Gehäuseschnecke liegt der Körper gestreckt in der Schale. Das Schwanzende bleibt dem Mündungsrand zugewendet und wird von dem sich schießenden Mantelrand verdeckt. Der Kopf mit dem vorderen Teil des Körpers ragt in das Gehäuse hinein und liegt in einer Mantelfalte. Nach anhaltender Trockenheit wird das Volumen des Körpers kleiner, und es sinkt infolge dessen der Mantelrand tiefer in die Mündung hinein, so daß

1) Die locomotorischen Wellen der Schneckensohle, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 107, 1905, p. 12.

bei den Helices und anderen Familien dann oft der halbe letzte Umgang leer wird.

Schon die geschilderte Situation in der Lage des in die Schale zurückgezogenen Körpers macht alle bekannten Annahmen über das Austreten des Tieres aus dem Gehäuse unhaltbar. Nun kommen noch verschiedene anderweitige Schwierigkeiten dazu. Man braucht nur an die so sehr verengte Mündung von *Isognomostoma persomata* (Lmk.) oder die Clausilien zu denken, die bei normalem Flüssigkeitsgehalt ihren Körper samt Mantel bis tief in den drittletzten Umgang zurückziehen. Hier kann bei einer Funktion von Zirkelmuskeln kein Erfolg erwartet werden, und eine Schwellung des Körpers durch Blut oder Luft würde namentlich bei verengter Mündung dem Austreten direkt entgegen wirken.

Unmittelbare Beobachtung des lebenden Tieres führten hier und zwar diesmal ziemlich leicht zur Lösung der Austrittsfrage.

Hat sich ein Tier, etwa eine *Pom. pomatia*, infolge von Dürre etwas tiefer in das Gehäuse zurückgezogen, dann kann es leicht zum Austritt veranlaßt werden, wenn man den Mantelrand mit ein wenig angewärmtem Wasser befeuchtet. Bald darauf öffnet sich das bis dahin geschlossen gewesene Pneumostom zur vollen Größe, dann schließt es sich wieder. Sobald sich diese Funktion einige Male wiederholt hat, kann man beobachten, wie bei geschlossenem Atemloch der Mantel, der den Körper einschließt, eine kleine Strecke gegen den Mündungsrand langsam vorgleitet. Dann wird das Pneumostom wieder geöffnet und geschlossen, der Mantel gleitet neuerdings eine Strecke weiter nach vorn, und diese Erscheinung wiederholt sich so oft, bis der Mantel in der Nähe des Peristoms angelangt ist. Dann gleitet das Schwanzende aus der Mantelhülle hervor, und diesem folgt der ganze hintere Teil des Körpers. Ist der Austrittsakt derartig weit gediehen, dann erst kommt der Kopf zum Vorschein. Dies geschieht wahrscheinlich in der Weise, daß sich der Kopf am noch immer gestreckten Körper in der Richtung gegen das Schwanzende krümmt, so daß dann hier Sohle auf Sohle zu liegen kommt. Nun beginnt die Locomotion, und das Kopfende kriecht an der eigenen Sohle aus der Mantelhülle hervor.

Nach diesen Beobachtungen unterlag es kaum mehr einen Zweifel, daß der Körper mittelst Luftdruck aus der Schale herausgetrieben wurde. Eine Bestätigung für die Richtigkeit dieser Annahme war leicht zu erreichen. Von den in dieser Richtung vorgenommenen Experimenten dürfte die Bekanntgabe eines einzigen genügen.

Ich wählte hierfür eine *Pom. pomatia*, die längere Zeit trocken lag und sich infolgedessen etwas von dem Mündungsrand entfernt in das Gehäuse zurückgezogen hatte. Eine kleine Strecke vor der Grenze des vorletzten schlug ich in die Wand des letzten Umganges ein kleines Loch und durchschnitt an dieser Stelle die Sackwand. Wohl streckte nach der Operation das Tier die Spitze des Schwanzendes aus der Mantelhülle heraus, doch zu einem Gleiten des Mantels gegen das Peristom kam es nicht. Das Tier war und blieb in seinem eigenen Hause gefangen. Daß die Schwanzspitze aus der Mantelhülle hervorkam, beruhte gewiß nur auf einer Retraction des Mantelrandes infolge der Verwundung, wobei das stabile Schwanzende nicht mitgenommen werden konnte. Denn in der Tat war der Mantel tiefer in das Gehäuse eingedrungen, als er früher lag.

Bei zahlreichen Experimenten gleicher und ähnlicher Art kam es niemals vor, daß das Tier mit dem Kopf aus der Mantelhülle hervortrat, was darauf deutet, daß die Locomotion erst dann beginnen kann, wenn der ganze Hinterkörper den Mantel verlassen hat. Möglicherweise wird aber auch der Vorderkörper durch pneumatischen Druck aus der Mantelhülle gedrängt.

Es ist eine allgemein bekannte Erscheinung, daß ins Wasser gelegte retrahierte Landschnecken sehr bald mit dem Körper aus dem Gehäuse austreten und aus dem für ihr Leben ungeeigneten Element herauszukriechen suchen. In solchen Fällen ist Luftaufnahme in den Intestinalsack nicht möglich, und der Austrittsakt kann hier nicht durch Luftdruck erfolgen. Zur Aufklärung dieser Erscheinung wird die Anführung einiger Experimente genügen, die aus einer größeren Zahl herausgegriffen sind.

In einem Falle wählte ich eine *Pom. pomatia*. Das Individuum lag einige Wochen in Gefangenschaft trocken. Es hatte sich derartig tief in das Gehäuse zurückgezogen, daß der halbe letzte Umgang leer blieb. Die Schnecke wog 710 cg, ehe sie in etwas angewärmtes Wasser, das sie ganz bedeckte, hineingelegt wurde. Nach 40 Minuten war der Körper des Tieres vollständig außerhalb des Gehäuses, und es begann bereits die Locomotion. Aus dem Wasser genommen, wog nun die Schnecke 1382 cg, sie hatte demnach 672 cg Wasser aufgenommen. Dies geschah durch das Pneumostom, das sich von Zeit zu Zeit zu einer schmalen Spalte öffnete. Wurde sie geschüttelt, dann fühlte und hörte man das Wasser an den Sackwänden anschlagen. Nach Verlauf von 6 Stunden hatte

das Tier 275 cg Wasser ausgeschieden, während 305 cg in den Organismus aufgenommen wurden.

Zwei andere Individuen A und B von *Pom. pomatia* waren bei feuchtem Wetter frisch gesammelt. Die retrahierten Tiere erfüllten ihr ganzes Gehäuse bis an den Mündungsrand. A wog 1782 cg, B 1940 cg. Beide wurden in Wasser gelegt. A bedurfte für den Austritt aus der Schale bis zum Eintritt der Locomotion 7 Minuten und wog dann 2340 cg, B hingegen 3 Minuten und erreichte ein Gewicht von 2355 cg. Es mußte also A 558, B 415 cg Wasser in den Intestinalsack aufnehmen, um den Körper aus der Schale herausbefördern zu können.

Für eine weitere Untersuchung wurde ein Individuum der gleichen Art in Anspruch genommen, das sich in Locomotion befand, also aus der Schale ausgetreten war. Es wog 1870 cg und wurde samt der Platte, auf der es kroch, in ein Wasserbecken versenkt, so daß es hier, ohne sich zurückzuziehen, die Locomotion fortsetzen konnte. Es bedurfte für den Austritt aus dem Wasser 8 Minuten und wog dann 1960 cg. Es war nur um 90 cg schwerer geworden. Die Gewichtsvergrößerung dürfte hier durch Schwellung des Körperschleimes zustande gekommen sein und jedenfalls nicht durch Aufnahme von Wasser in den Bruchsacksinus. Zur Locomotion ist somit, was ich auch durch zahlreiche Versuche mit Nacktschnecken feststellen konnte, eine Wasseraufnahme kein Erfordernis. Dieses Experiment beweist auch, daß das Wasser bei einem retrahierten Tier nicht selbständig in den Sacksinus eindringt, sondern daß es eingesogen wird.

Für eine andere Untersuchung, die Anfang Oktober vorgenommen wurde, wählte ich eine *Hyalinia domestica* Km., die ich zu Anfang August gesammelt hatte. In der Zwischenzeit lag sie ohne Nahrung vollkommen trocken, was ein Zurückziehen des Tieres aus dem halben letzten Umgang zur Folge hatte. Ihre Schale war derartig durchsichtig, daß fast die ganzen Pallialorgane sowie auch der in den Mantel gehüllte Körper von außen gut beobachtet werden konnten. Das Herz, das an der Grenze zwischen dem letzten und vorletzten Umgange lag, verriet auch nicht die geringste Tätigkeit. Um die Schnecke möglichst genau beobachten zu können, wurde sie nicht in Wasser gelegt, sondern ihr letzter Umgang, soweit er nicht vom Tier in Anspruch genommen war, damit gefüllt und auch das eingesogene Wasser immer durch frisches ergänzt. Schon nach 15 Minuten begann die Herzpulsation. Anfangs waren bloß 1 bis

2 Schläge in 1 Minute zu beobachten, dann setzte sie wieder für einige Zeit aus, um später neuerdings aufzutreten. Nach 90 Minuten erfolgten im Durchschnitt 10 Pulsationen, doch durchaus nicht regelmäßig. Erst nach Verlauf zweier Stunden trat regelmäßiger und normaler Pulsschlag ein und zwar 23 Schläge in der Minute bei 17° C. Ehe Wasser in den letzten halben Umgang eingeführt wurde, lag die Sackwand hinter dem Mantel der Schale nicht an, sie war in Art eines geschlossenen Regenschirmes der Länge nach in Falten zusammengefallen. Wenige Minuten, nachdem der Mantel mit dem eingeführten Wasser in Berührung gelangte, war zu beobachten, wie sich der Intestinalsack damit allmählich füllte. Nach Vollendung der Füllung begann erst ein Gleiten des Körpers gegen die Mündung.

Bei diesem Experiment war auch von Interesse, daß der Sinus des Bauchsackes nach der Füllung mit Wasser nur ein sehr geringes Quantum Luft enthielt. Ihr Volumen stand zu jenem des eingedrungenen Wassers in einem Verhältnis wie etwa 1 : 50. Die Luft war offenbar von hier in den Körpersinus hineingedrängt, wo sie für die in Aussicht stehende Locomotion ein Bedürfnis war.

Aus den angeführten Erscheinungen geht mit Sicherheit hervor, daß der Austritt des Körpers aus der Schale durch Luftdruck erfolgt und daß an dessen Stelle auch Wasserdruck treten kann. Letzteres ist ein Relikt aus jener Zeit, wo die Urahnen der Stylommatophoren noch im Wasser lebten und für den Austritt aus der Schale, wie die Basommatophoren und Prosobranchier, nur hydraulischen Druck in Anspruch nahmen.

Schalenbau.

Der Aufbau des Periostracums vollzieht sich in der Mantelfurche, und man nahm an, daß das Secret, dem jenes seine Entstehung verdankt, aus dem Epithel der hinteren Furchenwand ausgeschieden werde. Nun konnte ich aber bei jungen *Pom. pomatia* beobachten, daß bei Individuen, denen ein Teil der Mantelfurche samt ihrer hinteren Wand durch Verwundung verloren gegangen war, das Periostracum an dieser Stelle dennoch zustande kam. Die Verwundung äußerte sich bloß in der Weise, daß die Zuwachsstreifen der Schale durch eine nahtähnliche Furche, die in der Richtung gegen die Mündung mit der Gehäusenaht divergiert, unterbrochen werden. Eine derartige, durch Verwundung des Mantel-

randes entstandene nahtähnliche Narbe bildete Nyst[1]) an seinem *Bulimus popelairiana* ab. Die Zuwachsstreifen stoßen an der Unterbrechungsstelle nicht geradlinig zusammen, sie sind dort mehr oder weniger dem Mündungsrand entgegengesetzt, winklig gebrochen und gleichzeitig jederseits zu einem Knoten verdickt. Diese in der Schalennarbe liegenden Knoten sind allerdings heller, oft weiß gefärbt, doch ein auf ihnen liegendes Periostracum konnte ich dennoch nachweisen.

Solange sich ein frisch gebauter Gehäuseteil bei einer *Pom. pomatia* noch weich anfühlt, löst sich das Periostracum vom Ostracum, etwa derartig leicht wie die Schale von einer gekochten Kartoffel. Am besten gelingt die Ablösung, wenn die noch weiche Schalenzone mittels einer Schere quer durchschnitten wird. Faßt man nun mit einer spitzarmigen Pinzette die Schale neben der Schnittnarbe und hebt sie etwas hoch, dann bricht die Kalkschicht, während das Periostracum eingeklemmt bleibt und sich bei entsprechender Führung der Pinzette vom Ostracum ablöst. Bei derartiger Ablösung konnte ich feststellen, daß das Periostracum die oben geschilderte Schalennarbe, wenn auch in geringerer Stärke, mit bedeckt. Bloß die Pigmentierung bleibt hier unvollkommen oder fehlt auch ganz.

Eine Verwundung des Mantelrandes vernarbt bei Jugendformen von *Pom. pomatia* in 2—3 Tagen. An Stelle der Wunde entsteht ein neuer Mantelrand und hinter diesem eine Furche, die in das Niveau der erhalten gebliebenen Teile hineinverlagert wird. War das Individuum zur Zeit der Verwundung in seiner ontogenetischen Entwicklung bereits an den Bau des letzten Umganges angelangt, dann setzt sich die weißliche Schalennarbe in der Regel trotz des regenerierten Mantelfurchenteiles bis an das Peristom fort; war es jünger, dann erreicht sie kaum die Länge eines viertel oder höchstens halben Umganges, und das ihr aufgelagerte Periostracum ist in Dicke und Färbung kaum von jenem der Umgebung verschieden. Nach dieser Beobachtung ist anzunehmen, daß bei älteren Tieren die verloren gegangenen Pigment- und jene Zellen, die das Chitin für das Periostracum liefern, nicht wieder regeneriert werden und daß das Chitin, welches sich in der neugebildeten Mantelfurche sammelt, einer hinter der hinteren Wand der Mantelfurche liegenden Zellengruppe entstamme. Es ist also möglich, daß auch die Bandilette noch Chitin ausscheidet.

1) In: Bull. Acad. Bruxelles, Vol. 12, tab. 4.

Bei Verwundungen, die sich bloß auf den vorderen Damm der Mantelfurche erstrecken, tritt eine Störung im Schalenbau nicht ein, wonach dieser weder Pigment noch Chitin ausscheidet.

Sobald eine Schnecke ihre Wachstumsgrenze erreicht hat, hört die Bildung und Ausscheidung von Chitin völlig auf. Gelangt es nach der ontogenetischen Entwicklung zu einer Regeneration des Peristoms und der benachbarten Gehäuseteile, dann fehlt das Periostracum immer der Neubildung. Bei Jugendformen hingegen wird es jedesmal mit regeneriert, wenn die beschädigte Stelle am Mündungsrand liegt und in die Mantelfurche aufgenommen werden kann, die sich unter Umständen auch einem recht unebenen Bruch anschmiegt. Außerhalb der Mantelfurche kann niemals ein Periostracum zustande kommen.

Eine vereinzelte Ausnahme von der Regel, daß mit dem Wachstum die Chitinausscheidung aufhört, scheint nur bei *Thyrophonella* aufzutreten, wo nach Vollendung des Gehäuses noch die Anlage einer Mündungsklappe erfolgt.

Eine zeitweilige Unterbrechung in der Chitinausscheidung tritt bei Jugendformen zu Ende des Sommers, oft schon im Juli, auf, während die Kalkausscheidung ununterbrochen bleibt und zur Verstärkung der noch weichen Schalenzone in Anspruch genommen wird, so daß die unvollendeten Gehäuse vor Eintritt der Winterruhe vollständig, bis an den Mundsaum, hart geworden sind. Auf diese periodische Unterbrechung der Chitinabgabe sind auch die hellen Zonen einiger *Zonites*-Arten zurückzuführen.

Behaarung, Beschuppung und ähnliche dem Periostracum aufgelagerte Gebilde sind die Folge einer Hypertrophie in Chitinentwicklung und Ausscheidung. Sie entstehen in der Weise, daß der Chitinüberschuß über die Außenwand des vorderen Mantelfurchen-Dammes hinwegfließt und, noch ehe er erhärtet, mit dem bereits gebildeten Periostracum eine Verbindung eingeht. Die Form dieser Bildungen hängt von dem Relief der bezeichneten Außenwand sowie auch von der Menge des abfließenden Überschusses ab. Besteht ersteres aus parallelen Furchen, dann entstehen haarähnliche zylindrische Fortsätze, die oft bedeutende Länge erreichen (*Triton parthenopus* v. Salis), was die Möglichkeit ausschließt, daß bei ihrer Entstehung die in der Mantelfurche nachgewiesenen Kanäle als Matrizen gedient haben können. Auch bei *Fruticicola sericea* (Drp.) sind die Haare oft 4mal so lang, wie der Vorderdamm der Furche dick ist.

Bei den Landschnecken sind die Fortsätze des Periostracums immer nach hinten gebogen, was darin seine Erklärung findet, daß die nach oben liegende, mit der Luft in Berührung kommende Fläche der einzelnen dem Mantelrand aufliegenden Stäbchen zuerst erhärtet und demzufolge hier konkav gebogen wird, was das Herausheben aus dem Mantelrelief und eine Neigung nach hinten bedingt. Bei den im Wasser lebenden Gastropoden erfolgt die Erhärtung der neugebildeten Chitinfortsätze allerseits gleichmäßig, ihre Krümmung nach hinten bleibt deshalb aus.

Die Hypertrophie in Chitinbildung kann auch bloß im ersten Stadium der ontogenetischen Entwicklung auftreten und dann später wie bei *Planorbis corneus* L. wieder verschwinden.

Ich habe hervorgehoben, daß das Periostracum nur in der Mantelfurche entstehen kann; dessen Bau ist somit nur dann möglich, wenn das Tier mit dem Körper aus dem Gehäuse ausgetreten ist. Anders verhält es sich mit der Entstehung des Ostracums. Ist nach einem Austritt des Körpers aus der Schale eine mehr oder weniger breite Zone der obersten Schalenschichte entstanden, dann scheidet das Tier nach dem Zurückziehen in das Gehäuse eine wasserhelle Flüssigkeit, wohl Kalkhydratlösung, aus, die allmählich an der inneren Gehäusewand bis auf den neugebildeten Teil des Periostracums hinabfließt, von dem sie aufgesogen und festgehalten wird. Bei der unter Luftzutritt stattfindenden Krystallisation wird die basische Lösung in kohlensauern Kalk überführt.

Bei zahlreichen Gattungen, wie *Vitrina*, *Hyalinia* etc., ist die in dieser Weise ausgeschiedene Kalklösung äußerst gering. Die Oberfläche der Gehäuse bleibt dann glatt, oft sogar glänzend. Bei anderen Gattungen erfährt die Kalkausscheidung eine Steigerung. Der neu entstandene Teil des Periostracums kann die ganze Menge nicht gleichmäßig festhalten, und der Überschuß der Lösung sinkt bis an den äußersten Rand herab. Durch die hier erhöhte Wirkung des chemischen Prozesses wird dieser äußerste Rand wulstartig ausgetrieben, es entsteht eine Querskulptur, die mit „Zuwachsstreifen" bezeichnet wird. Sie ist in den meisten Fällen mehr oder weniger unregelmäßig und immer von der jeweiligen zur Ausscheidung gelangenden Kalkmenge sowie auch von der Breite des neu angelegten Periostracums abhängig.

Die ebenfalls häufig auftretende Spiralskulptur an den Gehäusen steht mit der Bildung des Ostracums in keinerlei Zusammenhang, sie dankt ihre Entstehung dem Relief der Mantelfurchenvorderwand

und kommt schon beim Bau des Periostracums zustande. Sie ist immer regelmäßig, was bei der Art ihrer Entstehung auch gar nicht anders möglich sein kann.

Bei manchen Gastropoden, namentlich bei Clausilien, kommt es häufig vor, daß die für den Bau des Ostracums bestimmte Kalkausscheidung noch eine weitere Steigerung erfährt. Ein Teil der Lösung tritt dann an die Außenfläche der Schale und sammelt sich dort in der Nähe der Naht. Der kohlensaure Kalk, der hier aus der Lösung ausgeschieden wird, bildet ein kurzes, der Naht entspringendes, mit den Zuwachsstreifen paralleles Stäbchen, eine sogenannte Nahtpapille. Es kann jenes, nach dem Austreten des Tieres aus der Schale, in die Mantelfurche nicht hinein verlagert werden, erhält demnach keinen Chitinüberzug und bleibt rein weiß. Bei einer weiteren Steigerung der Kalkausscheidung wird das Stäbchen zu einer Leiste verlängert, die von Naht zu Naht reicht und mit „Rippe“ bezeichnet wird.

Ich konnte es häufig an jungen, im ersten Stadium ihrer Entwicklung gesammelten, stark costulierten *Alopia*-Formen beobachten, daß sie in Gefangenschaft, wenn ihnen nicht Jura- oder Kreidekalk, auf dem sie einstens lebten, geboten wurde, keine Gehäuserippen anlegten und fast glatte Schalen bauten, selbst dann, wenn das Terrarium reichlich mit krystallinischem Kalk ausgestattet war.

Von Interesse war ferner die Beobachtung an besonders stark costulierten Alopien des Bodzauer Gebirges in Siebenbürgen, daß die Hypertrophie in Kalkausscheidung bei phylogenetisch höher entwickelten Formen wieder verloren ging. Es trägt z. B. *Alopia haueri* Blz. an der Ostseite des Dongokö ein hervorragend schön weißgeripptes Gehäuse, während die Formen, die sich aus ihr an der West- und Südseite des Gebirges entwickelten, allmählich glatt werden. *Alopia transitans* Km., die in Costulierung der *Alopia haueri* Blz. ganz nahe steht, geht an ein und derselben verhältnismäßig kleinen Felswand der Südwestseite des Bratocsia in eine völlig glatte Form über, mit der sie durch alle denkbaren Abstufungen verbunden bleibt. Ein derartiges Variieren kann natürlich nur in Gattungen auftreten, wo die phylogenetische Entwicklung der Arten, wie dies eben bei *Alopia* im hohen Grade der Fall ist, noch nicht gefestigt ist.

Die Art der Entstehung des Hypostracums kann am vorteilhaftesten bei Regenerationen von Schalenbeschädigungen studiert werden. Wird etwa die Schale einer *Pom. pomatia* durch einen

Fußtritt in zahlreiche Teile zersprengt, ohne daß dabei die Spindel oder die Organe des Tieres Schaden leiden, dann ist letzteres vorerst sehr beunruhigt. Schließt es das Pneumostom, dann wird der Intestinalsack stark aufgeblasen, und es entstehen zwischen den einzelnen Bruchstücken der Schale weite Klüfte. Öffnet es jenes, dann sinken die Wände des Sackes ein, und die Bruchstücke schließen wieder mehr oder weniger gut aneinander. Wird hiergegen mittels eines Hammers bloß ein größeres Loch in einem der letzten Umgänge geschlagen, dann tritt das Tier mit dem Körper, wenn es retrahiert war, so wie im früheren Falle, sofort aus. Schließt es das Atemloch, dann wölbt sich die Sackwand weit aus dem Leck hervor, öffnet es jenes, dann sinkt die Wand tief ein, so daß die Ränder der Bruchstelle mit ihr außer Berührung gelangen. Nach eingetretener Beruhigung verweilt das Tier an einer Stelle regungslos, je nach Umfang der Beschädigung auch tagelang, wobei es höchstens den Kopf in den Mantel zurückzieht. An jenen Stellen, wo die Sackwand aus der Beschädigung hervorsieht, findet eine Ausscheidung einer wasserhellen Flüssigkeit statt, aus der schon nach ganz kurzer Zeit kleine Kalksphärite herauskrystallisieren, die sich zu einer Kruste vereinigen, welche das Leck oder die Klüfte bei einer zertrümmerten Schale vollständig abschließt. Der Vorgang bei Entstehung der Kruste ist also analog der Entstehung des Ostracums, nur daß hier nicht ein Periostracum, sondern die Sackwand selbst als Unterlage dient, was eine Abweichung in der Struktur bedingt.

Wie ich an zahlreichen gefangen gehaltenen Individuen beobachten konnte, erfolgt die Bildung der Sphäritenkruste zumeist bei geöffnetem Pneumostom und ist dann aus dem Niveau der Schalenfläche eingesenkt, manchmal sogar konkav. Doch kommen nicht selten auch Fälle vor, wo dies bei geschlossenem Atemloch geschieht. Dann wölbt sich die Kruste sphärisch aus dem Leck hervor.

Erst wenn die Sphäritenschichte eine entsprechende Festigkeit erreicht hat und dem im Intestinalsack zustande kommenden pneumatischen Druck Widerstand leisten kann, beginnt die Locomotion des Tieres neuerdings und mit ihr die Entstehung eines Hypostracums an der unteren Fläche der Kruste. Die Bildung des Hypostracums schreitet, namentlich wenn die Verletzung in einem der älteren Umgänge liegt, sehr langsam fort, ungleich langsamer als beim normalen Schalenbau, und es wird auch niemals derartig stark, wie es ursprünglich war. Der Grund hierfür liegt darin, daß die

aus den Sackwänden ausgeschiedene Kalklösung durch den nach jeweiligem Schließen des Atemloches auf die Sackwände erfolgenden pneumatischen Druck stets nach der Mündung gedrängt wird, so daß dort nur wenig Kalk zur Ausscheidung aus der Lösung und Absetzung an die beschädigte Stelle gelangen kann. Die fortwährende Bewegung der Sackwände während der Locomotionsdauer machen aber auch eine Sphäritenbildung unmöglich, und der Kalk, der sich außerdem infolge der Reibung mit dem ebenfalls austretenden Schleim verbindet, wird in blättrigen Schichten aufgetragen.

In gleicher Weise vollzieht sich die Hypostracumanlage beim normalen Schalenbau, doch kommt es hier immerhin vor, daß über den ersten Hypostracumschichten, nach dem Zurückziehen des Körpers in die Schale, neue Ostracumschichten entstehen, so daß die Grenze zwischen Ostracum und Hypostracum unscharf wird.

Der oben geschilderte pneumatische Druck auf die Sackwände, durch welchen die jeweilig ausgeschiedene Kalklösung stets gegen den Mündungsrand gedrängt wird, gibt eine Erklärung dafür, weshalb die Stärke des Hypostracums an den älteren Umgängen nicht weiter zunimmt. Bloß dort, wo dieser Druck versagt, wie z. B. bei *Patella*, wird das Hypostracum gerade an den ältesten Teilen der Schale am kräftigsten.

Die auf Luftdruck beruhende Einrichtung des Intestinalsackes beweist aber auch, daß die Kalklösung nicht nur aus den Epithelzellen oder den Drüsen des Mantels, sondern auch aus jenen des Bruchsackes ausgeschieden wird, denn sonst könnte sie, eben infolge des Luftdruckes, nicht bis an beschädigte Stellen älterer Umgänge gelangen, und eine Regeneration wäre dann dort unmöglich.

Die Regeneration von Schalenteilen älterer Umgänge, wo ein Ostracum und Hypostracum zustande kommt, läßt es nicht verkennen, daß zur Bildung beider, entgegen Biedermann's [1]) Annahme, nur ein Secret in Anspruch genommen wird und daß nur die Art der Ablagerung verschiedene Struktur bedingt.

Bei allen Gastropoden, die ihren Gehäusebau mit einem Peristom abschließen, hört die Kalkausscheidung mit dem beendeten Bau des Periostracums nicht auf. Das Peristom, die Gaumenwulst, dann die Bezahnung, die Lamellen und Falten, die in der Gehäusemündung entstehen, gelangen erst nach beendigter Chitinausscheidung zur

1) Untersuchungen über Bau und Entstehung der Molluskenschalen, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 36, p. 133.

vollen Entwicklung, und vollständig ausgewachsene Individuen regenerieren oft große Beschädigungen ihres Gehäuses.

Anders verhält es sich mit jenen, die kein Peristom bilden. Bei diesen hört mit der Chitinausscheidung so ziemlich gleichzeitig auch jene des Kalkes auf. Die Regeneration eines Schalenbruches erwachsener Tiere findet nicht statt, und bei Jugendformen konnte ich sie nur bei größeren Basommatophoren, dann bei *Zonites*, großen Naninen und *Xerophila* nachweisen. Ob sie auch bei *Vitrina*, *Hyalinia* und anderen kleinen Formen auftritt, hatte ich noch nicht Gelegenheit festzustellen. In meinem reichen Sammlungsmaterial konnte ich kein Beispiel dafür auffinden.

Schließlich will ich nochmals hervorheben, daß der normale Bau des Ostracums nur bei retrahiertem Tier, jener des Periostracums und Hypostracums nur bei ausgetretenem Körper zustande kommen kann. Unter der fast ununterbrochenen Reibung zwischen den Wänden des Bruchsackes und jenen des Gehäuses, die in diesem Stadium stattfindet, vollzieht sich die Bildung der zuletzt genannten Schalenschichte.

Epiphragma.

Die Art, wie das Epiphragma entsteht, habe ich bei *Pom. pomatia* beobachtet. Der Vorgang dürfte bei anderen Stylommatophoren, die ein solches bilden, im großen ganzen übereinstimmen.

Zu Ende des Sommers oder zu Anfang des Herbstes suchen die Tiere ihr Winterquartier auf. Sind hohlliegende Hölzer oder totes Laub in der Nähe, dann kriechen sie einfach darunter und richten sich dort für den Winterschlaf ein. In der Regel graben sie sich aber eine Grube, die etwa 80 mm oder auch tiefer sein kann. Hat ein Individuum ein geeignetes Plätzchen gewählt, dann zieht es die Sohle derartig zusammen, daß sie an keiner Stelle unter dem Gehäusemündungsrand hervorsieht, aber dennoch sehr fest an der Kriechfläche haftet. Es hat den Anschein, als wenn nun das Tier regungslos bliebe. Bei genauer Beobachtung gewahrt man jedoch, daß der Mündungsrand mehr oder weniger tief in den Boden eingedrückt wird, was durch straffes Anziehen des Spindelmuskels geschieht. Man sieht ferner, daß sich das Gehäuse um den Mittelpunkt der Sohle zu drehen beginnt. Jede Drehung erfolgt ungemein langsam, oft wird dafür eine Stunde oder auch mehr Zeit in Anspruch genommen. Der in den Boden eingesenkte Mundrand wirkt dabei bohrerartig, er wühlt den unter dem Gehäuse liegenden Boden

auf, während die Gehäusewand das aufgelockerte Material zur Seite schiebt. Allmählich entsteht in geschilderter Weise eine sich lotrecht einsenkende Bohrung, deren Weite dem großen Gehäusedurchmesser entspricht. Ist sie tiefer als die Gehäusehöhe geworden, dann bleibt das ausgegrabene Material über der Schale in der Bohrung liegen und dient als deren Verschluß. Sobald eine entsprechende Tiefe erreicht ist, kriecht das Tier unter dem Mündungsrand hervor und dann mit dem Kopfende an der Bohrungswand bis zur Gehäusehöhe empor. Hierauf drückt es den Rücken des Vorderkörpers dicht an die Gehäusewand an und kriecht zwischen der ausgehobenen, in der Bohrung liegenden Erde und der Schale bis zur gegenüberliegenden Bohrungswand, dann dort hinab und gelangt schließlich mit dem Kopf neuerdings unter das Gehäuse. Durch diese Bewegung des Tieres wird das Gehäuse derartig gewendet, daß die Mündung, in der Regel genau horizontal, nach oben zu liegen kommt. Ist dies geschehen, dann zieht sich das Tier für den Winterschlaf in die Schale zurück. Durch das Wegkriechen des Tieres unter der in der Bohrung liegenden Erde wird diese durch den zurückbleibenden Schleim zusammengebacken, so daß sie in Art eines Gewölbes über dem Gehäuse schwebt.

Ich konnte den ganzen Vorgang in der Art beobachten, daß ich neben einer begonnenen Bohrung eine entsprechend tiefe und breite Grube aushob, dann die anliegende Wand der Bohrung der Länge nach vorsichtig öffnete und mit einer Glasplatte wieder verschloß.

Das Einbohren in den Boden gelingt natürlich nur dann, wenn er lockere Beschaffenheit hat. Gelangt ein Individuum beim Aufsuchen des Winterquartiers auf hartes Erdreich, dann gibt es das Bohren schon auf, wenn das Gehäuse kaum zur Hälfte eingesenkt ist. Es kriecht dann an der eigenen Schale empor und auf der gegenüberliegenden Seite wieder hinab auf den Boden und dort weiter. Der Zug, der nun auf das Gehäuse zu wirken beginnt, wendet es mit der Mündung nach oben. Die Stellung, die nachher der Körper einnimmt, ist eigentümlich. Er schwebt frei über der Gehäusemündung, und die gestreckte Sohle liegt horizontal und sieht noch oben. Nun neigt das Tier den Kopf hinab, so daß die Spitze der Sohle den Boden berührt. Alles, was mit ihr im Umkreis der Schale erreicht werden kann, wie lockere Erde, Sand, halbverrottetes Laub, Ästchen usw., wird durch die Repulsation der Sohle gegen das durch Streckung der vorderen Körperhälfte sehr verkürzte Schwanzende befördert, von wo es auf das Gehäuse und dessen

nächste Umgebung herabfällt, so daß ersteres bald unter einer Decke liegt. Nun zieht sich das Tier in das Gehäuse zurück. Das noch auf der Sohle aufgespeichert gebliebene Material verdeckt die Mündung. Wird es nach einiger Zeit mittels einer Pinzette vorsichtig weggeräumt, dann sieht man den Mantelrand zusammengefaltet eine glatte ebene Fläche bilden, die die Gehäusemündung verschließt und die ich mit „Mantelwand" bezeichne.

Es kommt oft vor, daß aus der Mantelwand, manchmal nur stellenweise, eine milchweiße Flüssigkeit ausgeschieden wird. War das Tier gesund, gut genährt und mit genügendem Feuchtigkeitsgehalt versehen, dann kommt der Rand der Mantelwand an jenen der Mündung zu liegen. Im anderen Falle zieht sich die Wand tiefer in das Gehäuse zurück. Nach einiger Zeit, die nur kurz, aber auch sehr lange währen kann, sieht man ganz plötzlich eine äußerst auffallende Erscheinung. Die Mantelwand verliert ihren Glanz, wird düsterer gefärbt, und gleich darauf gleitet sie eine kleine Strecke nach hinten, während der Schleim, der sie bedeckte und dessen Ränder an der Gehäusewand ringsum haften, an der ursprünglichen Stelle zurückbleibt und als dünnes Häutchen die Mündung verschließt. Hatte die Mantelwand die oben erwähnte weiße Flüssigkeit ausgeschieden, dann bleibt der Kalk, der sie färbte, am Häutchen haften und färbt es entweder ganz oder nur stellenweise weiß.

Ich bezeichne diese Häutchen sowie auch die in den Sommermonaten in ähnlicher Art entstehenden Trockenheitsschutzhäutchen als „Dermophragma", nachdem sich der Name „Epiphragma" für die harten kalkigen Winterdeckel eingebürgert hat, auf welchen übrigens Draparnaud seine Bezeichnung „Epiphragma" bezog.

In welcher Weise sich das Schleimhäutchen von der Mantelwand ablöst, blieb mir anfangs völlig unklar, zumal es beim Zurückweichen der letzteren vollkommen stabil blieb, somit eine Verbindung zwischen beiden bereits gänzlich aufgehoben war.

Mit dem Dermophragma verschlossen, bleiben die Gehäuse oft lange unverändert liegen. Erst bei Eintritt kühlerer Temperatur erfolgt der letzte Akt der Einwinterung. Das Tier scheidet in rascher Folge einen dickflüssigen milchweißen Brei aus dem Darm aus, der allsogleich von der nachrückenden Mantelwand gegen das Dermophragma gedrückt wird, welches sich infolgedessen sphärisch aus der Gehäusemünduug herauswölbt. Gleichzeitig saugt die Mantelwand den ganzen Flüssigkeitsgehalt des Breies auf, so daß der allein zurückbleibende Kalk innerhalb einer Zeit von kaum

30 Minuten vollständig erhärtet und die gewölbte Form beibehält, während ein in anderer Weise entstandenes Dermophragma, wenn es auch mit Kalk bedeckt ist, stets eben ausgespannt bleibt.

Das negative Bild der Mantelwand mit ihren geöffneten Poren erhält sich an der Innenfläche des neuentstandenen Epiphragmas; sie ist mit zahlreichen, dichtgedrängten, kleinen Wärzchen besetzt. Auf die Innenfläche wird noch ein zweites Dermophragma abgelagert, so daß die Kalkschichte nun zwischen zwei Schleimhäutchen eingebettet liegt. Ehe sich der Mantel vom Epiphragma etwas zurückzieht, wird regelmäßig aus dem Darm noch eine kleine Menge Kalk über das innere Dermophragma ausgeschieden, der als kleiner rundlicher Fleck genau die Lage des Pneumostoms bezeichnet. Er ist nicht mit Wärzchen besetzt, sondern mehr oder weniger deutlich gerunzelt. Das innere Dermophragma erlangt bald, wahrscheinlich infolge der immerwährend darauf wirkenden Feuchtigkeit, eine bräunliche Färbung, während der zuletzt darauf aus dem Darm abgelagerte Kalk rein weiß bleibt.

Von einigen *Xerophila*-, *Tachea*- und *Iberus*-Arten hatte ich Gelegenheit, das Sommer-Dermophragma zu untersuchen. Ich fand darauf, genau an der Stelle, wo einstens das Atemloch aufruhte, regelmäßig eine kleine Menge Kalk aufgetragen, der durch seine Undurchsichtigkeit und die milchweiße Färbung auf dem zumeist glashellen Häutchen recht auffällig hervortrat. Höchstwahrscheinlich ist auch dieser Kalk eine Darmausscheidung.

Die Entstehung des Trockenheits-Schutzhäutchens im Sommer ist ähnlich jener des Dermophragmas, das für die Bildung des Epiphragmas in Anspruch genommen wird. Eine Abweichung findet hier, in den meisten Fällen, bloß in der Art statt, daß das Tier mit dem Schwanzende der Sohle, die zu einer ganz kleinen Fläche zusammengezogen wird, an der Kriechfläche haften bleibt, während der proximale Körperteil bereits im Mantel verborgen liegt. Dann erfolgt die Loslösung des Häutchens und bald darauf die restliche Retraktion, nach welcher oft schwere Tiere samt ihrem Gehäuse mittels des Dermophragmas an der Kriechfläche, also an Wänden, Ästen und anderen Gegenständen, haften bleiben.

Ich habe früher die Beobachtung erwähnt, daß die geöffneten Poren der Mantelwand, den Flüssigkeitsgehalt des aus dem Darme bei Bildung des Epiphragmas ausgeschiedenen Kalkbreies aufsaugen, daß sie also die Eigenschaft haben, Flüssigkeit aufzunehmen. Dies läßt mit Sicherheit annehmen, daß diese Poren wohl auch die weitere

Eignung besitzen müssen, Flüssigkeit auszuscheiden, durch welche die Loslösung der Schleimschichte von der Mantelwand zustande kommt. Das Sommer-Dermophragma wird, wie ich ebenfalls hervorhob, in vielen Fällen bei teilweise ausgetretenem Körper abgeschieden. Ein Teil des dafür verwendeten Schleimes entstammt somit nicht der Mantelwand, sondern dem Körper, woraus folgt, daß sich auch über letzteren jene Poren verbreiten, die durch Flüssigkeitsausscheidung die Loslösung der Schleimschichte vom Integument bewirken.

Das Dermophragma wird bei Tieren, die weniger verborgen leben als *Vitrina*, *Hyalina* usw., im Sommer nach jeder Retraction neu gebildet, während das Epiphragma in der Regel nur einmal im Jahr zur Entwicklung gelangt. Doch auch hier finden Ausnahmen statt, wofür ich ein Beispiel anführen möchte.

Ich sammelte Anfang Oktober eine Anzahl *Pom. pomatia*, die bereits ihr Gehäuse mit einem Winterdeckel verschlossen hatten, und legte sie in eine große, eigens für Schneckenbeobachtung bestimmte unglasierte Tonschale, deren Boden für den Wasserabfluß mehrfach durchlöchert war. Den Verschluß bildete ein entsprechend weitmaschiger Drahtgitterdeckel. An einem offenen, doch schattigen Plätzchen des Hausgartens fand das Gefäß Aufstellung. Der Abfluß der Schale war, was ich übersehen hatte, verlegt, es sammelte sich deshalb, gelegentlich eines baldigen Regens, eine größere Menge Wasser darin. Dies bildete die Ursache, daß sämtliche Tiere ihr Epiphragma abwarfen und zur Gefäßdecke hinaufkrochen. Das Wasser wurde entfernt und der Abfluß der Schale funktionsfähig gemacht. Erst im November, also einen Monat später, trat wieder niedrigere Temperatur ein, die zur Bildung eines neuen Epiphragmas Veranlassung gab. In der Zwischenzeit erhielten die Tiere keine Nahrung und auch kein Material zum Eingraben, die Tonschale blieb vollkommen leer. Die frisch gedeckelten Gehäuse lagen frei dem Gefäßboden auf und hatten alle nach oben gewendete Mündung. Die neugebildeten Winterdeckel standen in Dickwandigkeit den früheren in keiner Weise nach, und da zur Aufnahme neuer Kalkmengen keinerlei Gelegenheit geboten war, so mußte das Material hierfür im Organismus bereits aufgespeichert gewesen sein.

Zur Feststellung, ob längere Gefangenschaft Einfluß auf die Entstehung des Epiphragmas habe, sammelte ich im Juli eine größere Menge *Pom. pomatia*. In einem Holzkistchen versperrt, fanden sie in trockenem und temperiertem Zimmer Aufstellung, ohne

daß ihnen irgendwelche Nahrung gereicht worden wäre. Um Mitte November sank die Temperatur derartig, daß in manchen Nächten 0 bis —2° C auftraten. An einem Tag wurde nun ein Teil der Schnecken bei 8° Wärme in einer Tonschale, wie ich sie oben beschrieb, im Garten ausgesetzt. Ehe dies geschah, legte ich die Schnecken ins Wasser, um sie zu zwingen, den zurückgegangenen Flüssigkeitsgehalt zu ergänzen. Auch wurde der Boden der Schale 20 mm hoch mit Erde bedeckt, um das Eingraben zu ermöglichen. Letzteres geschah auch, doch keines der Individuen verschloß die Mündung mit einem Epiphragma, sondern alle nur mit einem Dermophragma, das mehr oder weniger reich durch Kalk getrübt war. 10 Tage nach dem Aussetzen fiel die Temperatur auf —6° C, die allen Tieren den Tod brachte, während die im Zimmer zurückgebliebenen unbeschädigt überwinterten und im Frühjahr in einem Terrarium ungestört weiter lebten. Ich hatte es versäumt, in dieser Richtung weitere Beobachtungen zu machen. Wichtig wäre die Feststellung gewesen, ob dem Organismus ein Kalkvorrat abging, oder ob nicht etwa nur durch die lang andauernde Untätigkeit der Verdauungsorgane die Ausscheidung gelähmt war. Sicher nachgewiesen war jedoch, daß durch den lange andauernden Nahrungsmangel die Tiere die Widerstandsfähigkeit gegen Kälte verloren hatten, wozu höchst wahrscheinlich das Fehlen des Epiphragmas mit beitrug. Bei zahlreichen im Freien beobachteten Tieren konnte ich im Frühjahr feststellen, daß sie den Winter, fast jeglicher Decke entbehrend — auch eine Schneedecke fehlte häufig — ohne Schaden überstanden hatten; freilich entbehrte keines des Epiphragmas.

In Siebenbürgen kommt es öfter vor, daß nach den ersten September- oder Oktoberfrösten ein Temperaturumschwung eintritt, daß Frühlingswetter vorherrscht und noch um Weihnachten herum warme Regen niedergehen. Trotzdem konnte ich niemals an in Freiheit lebenden Tieren ein Abwerfen des Winterdeckels vor Anfang März beobachten. Es ist demnach unklar, weshalb sie den Kalkvorrat für einen zweiten Deckel in ihrem Organismus aufgespeichert halten.

Das Abwerfen des Epiphragmas erfolgt hier nach dem ersten warmen Regen im März: bleibt ein solcher aus und tritt erst später, etwa im April oder Mai ein, dann bleibt das Abwerfen für diese Zeit aufgespart. Bloß vereinzelte Individuen, die besonders feucht lagen, warten einen Niederschlag nicht ab und entfernen den Winterschutz schon früher. Werden im Januar oder Februar gesammelte

mit dem Epiphragma verschlossene Gehäuse in ein trocknes luftiges Zimmer gebracht und dort einzeln aufgestellt, dann wartet man in der Regel vergebens auf das Abwerfen des Deckels. Es tritt dies vereinzelt nur dann ein, wenn die Gehäuse an einem offenen Fenster liegen und anhaltender Regen den Feuchtigkeitsgehalt der Luft besonders gesteigert hat.

Sicher wird er abgeworfen, wenn er im März oder April angefeuchtet oder in beliebiger Jahreszeit das Gehäuse in etwas angewärmtes Wasser eingelegt wird. Mittels letzteren Experiments gelang es, im Winter gesammelte Tiere, die bis zum nächstfolgenden August mit dem Epiphragma verschlossen blieben, zu dessen Abstoß zu veranlassen. Freilich waren derartig lange eingeschlossen gewesene Individuen so sehr ermattet, daß das Abwerfen des Deckels und das Austreten des Körpers viele Stunden in Anspruch nahm.

Das äußere Dermophragma wird über Winter zumeist ganz zerstört, das innere hingegen erhält sich bis zum Abwerfen des Winterdeckels. Es bedeckt nicht nur dessen Innenfläche, sondern greift an die Innenwände des Gehäuses über, deckt somit die Fuge zwischen beiden vollständig. Wird das Epiphragma abgestoßen, dann erfolgt die Trennung des inneren Dermophragmas nicht über der Fuge, sondern es bleiben Teile davon, die an den Gehäusewänden hafteten, an dem Epiphragma hängen. Dies ist ein Nachweis dafür, daß die Loslösung des Deckels nicht auf chemischem Wege erfolgt, wie dies Simroth [1]) vermutet, denn sonst müßte das innere Dermophragma zuerst durch die wirkende Flüssigkeit zersetzt werden, was aber durchaus nicht zutrifft. Das Ablösen erfolgt lediglich durch den Druck, den das austretende Tier auf den Deckel ausübt. Von außen einwirkende Feuchtigkeit begünstigt unbedingt die Trennung, da ein trockenes Epiphragma um vieles fester an den Gehäusewänden haftet als ein feuchtes. Trotzdem wäre es aber dem Tiere unmöglich, den Deckel aus der Mündung herauszustoßen, wenn es nicht über seinen Luftdruck-Apparat verfügte. Die durch Zusammenziehung der Sackwände komprimierte Luft des Sacksinus drückt die Mantelwand gleichmäßig gegen die Innenfläche des Epiphragmas, die Ablösung kann demnach nur in der Fuge erfolgen, und ein Zerbrechen des Deckels ist dabei so ziemlich ausgeschlossen.

1) In: Bronn, Klass. Ordn. Tier-Reich, Vol. 3, Abt. 3, 1909, p. 204.

Wohl kommt dies in seltenen Fällen vor, und dann bleiben Teile davon zumeist an der Spindelseite hängen, wo eben die Anhaftfläche des Epiphragmas am breitesten ist.

Daß diese in seltenen Ausnahmefällen an der Spindelseite haften bleibenden Epiphragmateile nicht als Ausgangspunkte für eine Mündungsbezahnung angenommen werden können, geht schon daraus hervor, daß auch bei den Prosobranchiern, die zuverlässig im Verlaufe ihrer Entwicklung gewiß niemals ein Epiphragma bildeten, bezahnte Mündungen vorkommen.

Treten im Frühjahr nach dem Abwerfen des Winterdeckels Nachfröste ein, dann suchen die Tiere neuerdings einen Winterschutz auf, ja sie graben sich oft tief in die Erde ein. Doch selbst in Fällen, wo die Temperatur mehr oder weniger tief unter den Nullpunkt sank, konnte ich niemals ein neugebildetes Epiphragma feststellen, nachdem das frühere abgeworfen war. Eines wird jedoch, ebenso wie im Herbst, stets eingehalten, das Wenden der Gehäusemündung nach oben. Es scheinen in dieser Lage die Organe gegen Frost am besten geschützt zu sein. Die Feuchtigkeitsaufnahme, die bei nach oben liegender Mündung zumeist begünstigt wird und die beim Abwerfen des Deckels gewiß ein Bedürfnis ist, scheint, da bei Frühjahrsfrösten ein solcher nicht angelegt wird, sondern nur die Wendung des Gehäuses erfolgt, erst in zweiter Linie in Betracht zu kommen.

Was endlich die Struktur des Epiphragmas anlangt, so gleicht sie sowohl im Quer- als auch im Flachschliff einem verworrenen Trümmerfeld, hat also Ähnlichkeit mit jener der *Limax*-Schale. Abweichend ist, daß beim Epiphragma noch dicht gedrängte, große Hohlräume auftreten, die beim Querschliff namentlich den medianen Teil erfüllen und hier schon mit unbewaffnetem Auge beobachtet werden können. Sowohl das Epiphragma als auch die Schale der Nacktschnecken lassen sich nur mit dem Ostracum vergleichen. Der aus der Mantelwand ausgeschiedene, auf das Dermophragma in milchiger Lösung abgesetzte Kalk stellt sich bei entsprechender Vergrößerung als kleine kreisrunde Scheibchen dar, die von einer hellen Zone umgeben sind.

Operculum.

Das Interesse für den Gastropodendeckel blieb immer in den Hintergrund gedrängt, man legte ihm zu keiner Zeit einen besonderen

Wert bei. Bloß Houssay [1]) unterzog ihn eingehenderer Untersuchung. Und doch ist der Deckel in morphologischer Beziehung für das Studium der Gastropoden von hervorragender Bedeutung.

Die ältesten Formen des Operculums sind gerade so wie die ältesten Gastropodengehäuse spiralig aufgerollt, also asymmetrisch. Es kann demnach kein Zweifel darüber bestehen, daß er mit der Asymmetrie jener Molluskenklasse im Zusammenhang stehen muß.

Zur Aufklärung der Asymmetrie sind durch Bütschli, Grobben, Lang, Simroth u. A. abweichende Theorien aufgestellt worden, die ich, voraussetzend, daß sie allgemein bekannt seien, hier nicht wiederholen will. Hervorheben möchte ich aber, daß keine davon bis zu dem Deckel leitet, demnach auch keine Aussicht auf einen Erfolg haben kann.

Mit dem Gehäuse brachte das Operculum nur Simroth [2]) in Zusammenhang, doch beging er dabei den Fehler, die Polyplacophoren, demnach Vertreter einer anderen Molluskenklasse, für den Vergleich heranzuziehen. Er sagte darüber: „Ebenso habe ich die Möglichkeit offen gehalten, ihn (den Deckel) doch mit der Schale in Parallele zu stellen und etwa der letzten Schuppe der Chitonen zu homologisieren."

Ich ging bei dem Studium der Gastropodenasymmetrie von einem Urmollusk aus, das noch keine Schale besaß, und nahm an, daß es symmetrisch-bilateral war, demnach Ähnlichkeit mit den heutigen Aplacophoren hatte.

Von diesem Urmollusk trennte sich ein Stamm ab, bei dem vorerst ein locomotorischer, auf pneumatischem Druck beruhender Apparat zur Entwicklung gelangte. Bei Weiterentwicklung des Apparats steigerte sich der Druck auf das Integument derartig, daß dessen Gewebe nicht mehr ausreichte, um einen entsprechenden Widerstand entgegenzustellen. Jener Körperteil, wo die ringförmig geschlossene Mantelfurche entstanden war, bot den geringsten Widerstand, und es erfolgte hier ein Durchbruch der Wand, was zur Entstehung des Intestinalsackes Veranlassung gab. Der Durchbruch hatte die Trennung der Mantelfurche in zwei Teile zur weiteren Folge, und die Einwirkung der Dorsalmuskulatur bedingte nun, nachdem der einstige Widerstand ausgeschaltet war, die Verlagerung

1) Recherches sur l'opercule et les glandes du pied des Gastéropodes, in: Arch. Zool. expér. (2), Vol. 2, 1884.

2) In: Bronn, Klass. Ordn. Tier-Reich, Vol. 3, Abt. 2, 1896—1907, p. 217.

der beiden Mantelfurchenteile (Fig. 2 u. 4). Ich nenne die vordere größere die Gehäuse-, die hintere die Opercularfurche.

Mit der Verschiebung der beiden Furchen kam zweierlei zustande: die Chiastoneurie des Nervensystems und die Verlegung des Enddarmes nach vorn.

Entstand der Durchbruch an der linken Körperseite, dann wurde das Darmende nach der rechten verlegt, und in der Folge bildete sich hier ein rechtsgewundenes Gehäuse. Zu einer entgegengesetzten Wirkung kam es, wenn der Durchbruch an der rechten Körperseite auftrat.

In der ontogenetischen Entwicklung kann ausnahmsweise als Erbe früherer Entwicklungsstufen der Fall vorkommen, daß der Durchbruch entgegengesetzt wie bei den Eltern zustande kommt, es bleibt somit die Möglichkeit offen, daß Nachkommen von Arten mit rechtsgewundenem Gehäuse ein linksgewundenes, oder umgekehrt, erwerben.

Mit der Entstehung der Mantelfurche begann die Ausscheidung eines Secrets, das an der Oberfläche zu Chitin erstarrte. Vorerst bildete sich daraus eine kleine Kappe, die mit dem Bruchsack in organische Verbindung getreten war. In der ontogenetischen Entwicklung gelangte ein kleiner Teil der Kappenperipherie in die Gehäusefurche, wo daran neue Chitinmengen angebaut wurden. Das eine Ende, der Anfang der Neubildung, war mit der Kappe fest verbunden, während auf das andere die Gehäusefurche drückte. Dieser Druck konnte die Kappe, die angewachsen war, nicht geradlinig verschieben, sondern nur in Rotation bringen, die Neubildung mußte sich demnach um sie herum spiralig anordnen. Der mit der Kappe verbundene Intestinalsack war gezwungen, der Drehung zu folgen, seine spiralige Anordnung wurde demnach durch den Gehäusebau bedingt und nicht umgekehrt, wie dies allgemein angenommen wird.

Die Gehäuseform ist abhängig von dem Verhältnis zwischen der Wachstumsraschheit des Tieres, der Flächenzunahme des Periostracums und der Längenzunahme des Spindelmuskels. Einen wesentlichen Anteil daran hat aber auch der Grad der Retraktion des zuletzt genannten Organs während der Austrittsdauer des Tieres gelegentlich des Schalenbaues. Ist er größer, dann entstehen dicht aufgerollte kuglige oder scheibenförmige, im entgegengesetzten Falle langgestrekte spindel- oder turmhelmförmige Schalen. Bei ersteren ist eine ausnahmsweise Erschlaffung des Muskels häufiger zu beobachten. Sie kann entweder nur bei einzelnen Individuen oder auch bei sämtlichen Vertretern einer Art auftreten. Erscheint sie zu

Beginn der ontogenetischen Entwicklung, dann trennen sich alle Windungen *Vermetus*-artig voneinander. Geschieht es erst später, dann erfolgt bloß die Loslösung der letzten Umgänge oder doch eine unregelmäßige Anordnung dieser. Diese Alloiostrophie ist aber auch bei langgestreckten Gehäusen nicht ausgeschlossen. Wir begegnen ihr namentlich bei *Cylindrella*. Unter normalen Verhältnissen konnte ich sie bei den Clausilien niemals nachweisen. Verliert aber ein Individuum den letzten Umgang, dann erfolgt die Regeneration zumeist alloiostroph, da der für das durch die Beschädigung verkürzte Gehäuse zu lange Spindelmuskel während der Regenerationsdauer nicht genügend retrahiert wird.

Bei *Planorbis* treten häufig abnorme Schalenbildungen auf, die zumeist durch Loslösung der Umgänge oder sonstige Unregelmäßigkeiten im Gehäusebau ausgezeichnet sind. Weder parasitäre Einflüsse noch dichter Pflanzenwuchs an den Wohnstätten tragen Schuld daran, auch sie entstehen infolge von Störungen in der Funktion des Spindelmuskels.

Die bei einigen Gastropoden auftretende Heterostrophie ist auf eine vorübergehende Erschlaffung des Spindelmuskels zurückzuführen, die eine Wendung der Embryonalschale in der Weise möglich macht, daß ihre ursprüngliche Nabelseite nach oben zu liegen kommt. Die hierauf daran angebauten weiteren Umgänge sind dann dem Anscheine nach entgegengesetzt gewunden. Plate's Erklärung der Heterostrophie läßt sich technisch nicht begründen. Außerdem wäre aber auch die Möglichkeit ausgeschlossen, daß die aus dem Gewinde herausgepreßte Spitze immer wieder in gleicher Richtung und Regelmäßigkeit an das Gehäuse angebaut werde.

Bezüglich der Form der Windungen wäre noch zu erwähnen, daß sie völlig von der größeren oder kleineren Wirkung des pneumatischen Apparats auf die Mantelwände abhängig ist. Bei größerer Wirkung werden die Umgänge gewölbt, im entgegengesetzten Falle mehr oder weniger geebnet.

Im Verlaufe der Differenzierung und Entwicklung der Arten konnte sich die Gehäusefurche neuerdings ringförmig schließen, was die Entstehung eines napfförmigen, nicht gewundenen Gehäuses zur Folge hatte (*Fissurellidae*, *Patellidae* etc.), oder sie konnte nach Zurückziehung des Intestinalsackes gänzlich verschwinden, womit eine Gehäusebildung aufhörte (*Limacidae*, *Arionidae* etc.). Eines blieb den Vertretern dieser Gruppen jedoch anhaften, die Asymmetrie des Pallialkomplexes und die Chiastoneurie des Nerven-

systems, die den Weg der einstigen Formwandlung genau bezeichnen.

In gleicher Weise wie das Gehäuse in der Gehäusefurche zustande kam, entwickelte sich der Gastropodendeckel in der Opercularfurche. Die Form und die Funktion beider Furchen sind entgegengesetzt, es ist deshalb nicht möglich, daß sich der Deckel in gleicher Richtung wie das dazugehörige Gehäuse aufrollt, es kann dies nur entgegengesetzt geschehen. Die Angabe Keferstein's, daß die rechtsgewundene *Atlanta* einen rechtsgewundenen Deckel haben soll, beruht zweifellos auf einem Irrtum.

Die Chitinschichte des Gastropodendeckels entspricht dem Periostracum der Schale, die aber hier auffallend dick werden kann. Besteht er außerdem auch aus Kalk, dann ist letzterer geschichtet und läßt sich mit dem Hypostracum homologisieren. Bei den skulpturierten Deckeln, z. B. von *Callopoma*, *Natica* etc., wäre zu erwarten, daß auch ein Ostracum vorhanden sei, doch ich konnte eine Stäbchenskulptur auch hier nicht nachweisen.

Auch die Opercularfurche kann sich ringförmig schließen, was die Entstehung nicht spiralig aufgerollter Deckel bedingt. Bei einigen Arten tritt sie in der Jugend auf, doch das gebildete Operculum wird von dem erwachsenen Tier abgeworfen. Bei zahlreichen Familien ging sie und mit ihr das Operculum gänzlich verloren.

Alle Gastropoden hatten ursprünglich einen Deckel, so auch die Voreltern unserer heutigen Stylommatophoren. Es kann das bei ihnen vereinzelt auftretende Epiphragma, abgesehen von seiner ganz abweichenden Bildung, nicht als ein werdendes Operculum angesehen werden, das sich, nach Simroth's Ansicht, möglicherweise mit dem Hinterende des Körpers einmal verbinden könnte, es ist vielmehr eine Neubildung, die in dem aufgetretenen Bedürfnis nach dem in Verlust geratenen Operculum zustande gekommen ist und dafür einen zeitweiligen Ersatz bieten soll.

Clausilium.

Für das Studium des Clausilien-Apparats erweisen sich die Alopien am geeignetsten. Bei ihnen kann seine Entwicklung schrittweise verfolgt werden. Damit war auch die Möglichkeit geboten, zu einer vollkommen klaren Vorstellung des Urtypus aller Clausilien zu gelangen. Er hatte ein *Ena*-ähnliches Gehäuse mit Umgängen, die sich stetig erweiterten und am Peristom der fertig ausgebildeten Schale den größten Durchmesser erreichten.

Bei dem Urtypus trat infolge Überganges der Lebensweise von Land zu Fels eine ganz eigentümliche Hypertrophie in der Schalenbildung ein, die sich im Verlaufe der Weiterentwicklung immer mehr steigerte. Während das Tier, namentlich dessen Spindelmuskel, bereits an der Grenze ihrer ontogenetischen Entwicklung angelangt waren, hörte die Weiterbildung der Schale nicht auf oder hielt doch mit jener nicht gleichen Schritt. Es trat eine Spannung der Organe ein, die namentlich auf die Mantelfurche ihre Wirkung ausübte. Sie wurde in der Richtung gegen die Gehäusespitze gezogen, was die Verkleinerung ihres Krümmungshalbmessers zur Folge haben mußte. Der hypertrophe Gehäuseteil verengte sich demnach um so mehr, je größer die Anzahl der Umgänge geworden war.

Die Verengung in der Richtung gegen das Peristom übte einen wesentlichen Einfluß auf die weitere Gestaltung des Clausiliengehäuses. Der Mantel hatte eine den früheren, weiteren Umgängen angepaßte Dimension erreicht, fand demnach in der verengten Mündung nicht genügenden Raum, was zu seiner Runzelung Veranlassung gab. Es entstand zunächst an der Ventralseite, knapp neben dem Pneumostom, das bei den Clausilien ganz in den Nahtwinkel hineingedrängt ist, eine kleine Runzel, die der Gehäusewand aufruhte. Der in die Runzel hineingelangte Kalk verband sich mit der Wand und bildete dort ein kleines vorstehendes Knötchen, auf welches nach jedesmaligem Austreten des Körpers aus der Schale eine weitere Kalkschichte aufgetragen wurde und das sich so in der Folge zu einer Leiste, der Oberlamelle, ausbildete.

Im späteren Verlauf der Entwicklung tritt eine zweite Mantel-, die Unterlamellenrunzel auf. Sie ist anfangs sehr klein und liegt dann über der Spindel. Die Lamelle, die ihr ihre Entstehung dankt, zieht sich wie ein Faden schraubenlinienartig über den unteren Teil der Spindel. Erst in einem höheren Entwicklungsstadium rückt die Runzel von der Spindel auf die Wand ab, und die dort durch sie entstehende Lamelle schließt dann mit der Spindel eine mehr oder weniger breite Nische ein.

Mit der Ober- und Unterlamelle ist der Mantel an zwei Stellen in der Mündung fixiert, und damit ist auch das Austreten des retrahierten Tieres in vollkommen sichere Bahnen gelenkt. Gehen die beiden Lamellen durch Verlust des letzten Umganges verloren, dann erfolgt ein Schwanken im Austreten. Dies ist daran zu erkennen, daß in Fällen, wo die Lamellen zu einer Regeneration ge-

langen, sie immer unregelmäßig sind und an abweichenden Stellen auftreten.

Nach der phylogenetischen Entwicklung der beiden Lamellen erfolgt zu Ende des Gehäusebaues eine gesteigerte Kalkausscheidung, die Veranlassung zur Entstehung der Gaumenwulst wird.

Das Lungennetz der Clausilien ist von jenem der Helices ganz abweichend gestaltet. Die Vena pulmonalis beginnt nahe an dem Mantelrand und ist in zwei gleich starke, in ihrem ganzen Verlauf gleich dick bleibende Stränge gespalten, die von ihrem Beginn bis kurz vor ihrer Einmündung in das Pericard, wo sie sich vereinigen, nahe aneinander gedrängt parallel laufen und bei ausgetretenem Körper bis vier Umgänge durchziehen, über die sich der Sinus des Intestinalsackes ausbreitet. Anderweitige Lungengefäße, die dem Anscheine nach alle unverzweigt sind, scheinen nur im Bereich des Mantelrandes aufzutreten. Sie sind sehr schwer sichtbar, da sie kein Relief bilden, und eine Injektion wollte mir bis jetzt nicht gelingen. Am besten treten sie hervor, wenn das Präparat für einige Zeit in Alkohol eingelegt wird. Es münden die aus der Gegend des Rectums kommenden Gefäße in die obere, die in der Gegend der Spindel entspringenden in die untere Lungenvene.

Die beiden Venae pulmonales beteiligen sich ebenfalls an der Weiterentwicklung des Clausilien-Apparats. Zwischen ihnen kommt die Principale, die oberste Gaumenfalte, in gleicher Weise, wie ich dies bei der Oberlamelle schilderte, zustande. Bei jedesmaligem Austreten des Körpers gelangt die Principale zwischen die beiden Venen, die sich beiderseits dicht an sie anschmiegen (Fig. 5).

Mit der Principale ist nun auch der dorsale Mantelteil in der Schale fixiert, so daß ein Abweichen beim Austritt des Körpers auch hier ausgeschlossen bleibt. Sie ist in mancher Beziehung von Bedeutung und gibt sicheren Aufschluß über die Lage der Lungenvenen, die in den verschiedenen Clausiliengattungen mannigfaltigen Abweichungen unterworfen ist.

Die übrigen in der Gehäusemündung auftretenden Falten danken einer Mantelrunzelung ihre Entstehung. Die Stellung und die Lage der Runzeln, die jene der Falten bedingen, sind abhängig von der Form und der Anordnung der Pallialorgane in der Mantelhöhle während der Austrittsdauer des Körpers, haben deshalb ebenfalls unverkennbare Bedeutung.

Auf die Entwicklung der Principale und der untersten Gaumenfalte folgt die phylogenetische Entstehung der Spirallamelle. Sie

ist nichts weiter als eine Fortsetzung der Oberlamelle, und die Trennung beider, die in der Regel auftritt, ist die Folge einer Knickung des Enddarmes, dessen Lage durch die beiden Lamellen in der Mündung fixiert bleibt.

Während der phylogenetischen Entwicklung der Principale, der untersten Gaumenfalte und der Spirallamelle trat auch eine bedeutungsvolle Umwandlung der Unterlamellenrunzel auf. Ihre Wände wurden durch zahlreiche Muskelfasern, die vom Spindelmuskel ausgingen, verstärkt, und es begann eine gastrulaartige Einstülpung durch ihre ganze Länge aufzutreten. Die Einstülpung setzt sich im weiteren Verlauf der Entwicklung als stark muskulöse Membran fort bis an die Insertionslinie zwischen Unterlamelle und Gehäusewand. Durch diese Septenbildung war nun die Unterlamellenrunzel in zwei Taschen gegliedert. Die obere nahm die Unterlamelle auf, in der unteren entstand das Clausilium (Fig. 6).

Der in die Clausiliumtasche eindringende oder dort ausgetretene Kalk gelangt bis an ihr hinteres Ende und von da auf die Gehäusespindel. Dort bildet sich vorerst ein zu jener schräg stehendes längliches Knötchen von ziemlicher Höhe. Bei späteren Austritten des Körpers wird dem Kamm des Knötchens ein Stielchen angesetzt, das in die Tasche hineinragt. Sobald es entsprechende Länge erlangt, erfolgt eine schaufelförmige Verbreiterung am vorderen Ende, an die immer mehr Kalkschichten angesetzt werden, bis die Erweiterung sich zu einer Platte ausbildet, die mit der Unterlamelle, auf der sie während ihres successiven Baues, getrennt durch die Clausilium-Membran, immer aufruht, in der Form und annähernd auch in der Größe übereinstimmt. Die Form der Clausiliumplatte muß immer mit jener der Unterlamelle übereinstimmen, da sie während ihres Baues durch den im Intestinalsack zustande kommenden pneumatischen Druck fortwährend gegen letztere, die bereits vollendet ist, angepreßt wird.

Die allmähliche Vergrößerung der Platte kann an gefangen gehaltenen, im letzten Stadium des Wachstums stehenden Clausilien, dann aber auch am noch unvollendeten Clausilium genau beobachtet werden. Es sind daran die ziemlich regelmäßig angeordneten Zuwachsstreifen deutlich zu erkennen, deren Trennungslinien erst in späterer Folge gänzlich verschwinden.

Lamellen, Gaumenfalten, die Gaumenwulst und das Clausilium sind geschichtete hypostracale Bildungen, die nur bei ausgetretenem Körper entstehen können.

Aus der komplizierten Entwicklung des Clausilienapparats kann mit Sicherheit bloß geschlossen werden, daß die Anlage der Lamellen und Gaumenfalten von allem Anfang darauf hinaus ging, den Mantel des Tieres beim Austreten des Körpers aus der Schale immer in eine ganz bestimmte Lage zu bringen, damit das Clausilium jedesmal sicher in dessen Tasche gelange. Ein Abbrechen des zarten Stieles ist deshalb während des Austrittsaktes vollständig ausgeschlossen.

Doch welchem Zwecke dieser eigenartige Apparat dienen soll, kann, wenn auch nicht leicht, aus der geschilderten Entwicklung erkannt werden.

Zum Schutz gegen Feinde war er gewiß nicht entstanden, denn an der Spitze des Moguragebirges bei Törzburg lebt *Alopia maxima* Rm. ohne Gaumenfalten und Clausilium in großer Menge, so daß die Kalkfelsen damit wie übersät erscheinen, und an einer anderen, etwa 200 m tiefer gelegenen Stelle des bezeichneten Gebirges hat die gleiche Art einen bereits gut entwickelten Apparat, dem das Clausilium nicht fehlt; doch hier ist ihr Auftreten verhältnismäßig spärlich, obwohl die Lebensbedingungen an beiden Örtlichkeiten die gleichen zu sein scheinen. Hätten die Clausilien Feinde, die das Clausilium abhalten soll, dann wäre die Form von der Moguraspitze diesen vollständig hilflos ausgesetzt, und sie würden niemals in derartiger Menge auftreten können. Die gleiche Beobachtung konnte ich auch in anderen Gebieten machen. Überall waren die von Alopien ohne Clausilium bewohnten Lokalitäten reichlicher bevölkert als benachbarte, wo sie ein solches bereits erworben hatten.

Alle Alopien leben auf Kalkfelsen. Während ihrer Ruhezeit kleben beide Formen, die ohne Clausilium und jene mit einem solchen, ihre Gehäusemündungen dicht an die Felswände, so daß hierdurch genügender Schutz gegen das Austrocknen des Tieres geboten ist. Das Schließknöchelchen wäre demnach bei dieser Gattung auch während anhaltender Dürre nicht nur kein Bedürfnis, sondern auch vollständig überflüssig. Es kann demnach bei den Alopien niemals als Trockenheitsschutzdeckel zustande gekommen sein.

Mir war der Zweck des Clausiliums schon seit lange bekannt und zwar seit jener Zeit, wo ich Alopien, die es noch nicht erworben hatten, zum erstenmal lebend sah und beobachten konnte. Das Benehmen der Formen ohne und mit Clausilium ist voneinander derartig auffallend abweichend, daß es auch von jenem, der nur wenig Eignung für biologische und physiologische Forschung hat, nicht übersehen werden kann.

Um zur Kenntnis zu leiten, welche Bestimmung das Clausilium habe, genügt die Anführung einzelner Beobachtungen.

Auf dem Obersia, einer Spitze des Bucsecs-Südabfalles in den Transsilvanischen Alpen, lebt eine kleine *Alopia*, die noch keine Gaumenfalten und somit auch kein Clausilium besitzt. Bloß die Ober- und Unterlamelle ist ziemlich gut entwickelt. Ich benannte sie *Alopia nixa*. Die Länge der aus $8^1/_2$—9 Umgängen bestehenden Schale wechselt zwischen 10,8 und 13,5 mm, ihr Durchmesser zwischen 3,2 und 4 mm. Wird diese Art auf eine horizontal liegende Glasplatte gelegt, dann ruht während der Locomotion der letzte Umgang auf dem Schwanzende, während der übrige Gehäuseteil der Platte aufliegt und nachgeschleift wird. Die Bewegung der Schale erfolgt kontinuierlich. Das Tier verkürzt während der Locomotion den Vorderkörper auffallend, so daß der Nacken ganz nahe an den Kopf zu liegen kommt. Die Sohle hingegen wird möglichst verbreitert, was die schwierige Bewältigung der nachgezogenen Last kennzeichnet. Wird anstatt einer glatten Glasplatte etwa ein rauher Stein als Kriechfläche gewählt, dann erfolgt das Nachziehen der Schale ruckweise. Dabei wird der Vorderkörper möglichst lang ausgedehnt und dann das Gehäuse an den Kopf herangezogen. Beim Kriechen auf einer vertikal aufgestellten Fläche erfolgt das Nachziehen immer ruckweise. In gleicher Art wie *Alopia nixa* ziehen alle Alopien ohne Clausilium ihr Gehäuse auf der Kriechfläche schleifend nach.

Bei ihrer Verbreitung über Örtlichkeiten geringerer Seehöhe entwickelt sich aus *Alopia nixa* Km. die Formenreihe: *Alopia novalis* Km., — *straminicollis* Charp., — *monacha* Km. und — *plumbea* Rm. durchwandelnd, zur *Alopia cornea* A. Schmdt. Diese hat stark entwickelte Lamellen, 4 kräftige Gaumenfalten und ein Clausilium mit ausnehmend breiter Platte. Die Länge ihrer Schale wechselt zwischen 15 und 22 mm, der Durchmesser zwischen 3 und 6 mm, während die Zahl ihrer Umgänge zwischen $10^1/_2$ und 12 schwankt. Die Form lebt in der Umgebung von Kronstadt. Kriecht sie auf einer beliebigen horizontalen Fläche, dann trägt sie immer das Gehäuse über den Rücken hoch aufgerichtet, und niemals wird es nachgeschleppt. Ja, das Tier ist sogar imstande, die verhältnismäßig schwere Last scheinbar ohne Anstrengung von einer auf die andere Körperseite zu heben, es hat demnach das Gehäuse vollständig in seiner Gewalt.

Da der Zusammenhang zwischen Schleppen und Tragen klar

zu erkennen war, brach ich einer Anzahl Individuen das Clausilium aus der Schale heraus. Nach neuerlichem Austritt waren die Tiere nicht wieder imstande, ihr Gehäuse zu heben, sie schleppten es hinfort nach, wie jene Alopien, bei welchen das Clausilium noch nicht zur Entwicklung gelangt war.

Das Gewichtsverhältnis zwischen Tier und Schale ist im Durchschnitt bei:

Succinea putris L.	1 : 0,10
Pomatia pomatia L.	1 : 0,20
Herilla dacica Rm.	1 : 0,70
Clausiliastra marginata Rm.	1 : 1,25
Alopia cornea A. S.	1 : 2,00

Während also bei *Pomatia pomatia* das Tier 5mal so schwer ist wie sein Gehäuse, wird bei den Clausilien das Gewicht der Schale doppelt so groß wie jenes des Tieres. Es ist hier noch zu berücksichtigen, daß bei der Fam. *Helicidae* und anderen mit kugligem oder flachem Gehäuse der ganze Intestinalsack samt der Schale über dem Rücken des ausgetretenen Körpers zu liegen kommt, bei den Clausilien hingegen ruht höchstens der ganze letzte Umgang dem Schwanzende auf, und der übrige Gehäuseteil samt den darin liegenden Pallialorganen ragt über den Körper hinaus. Diese Lastverteilung ist somit hier für das Tragen äußerst ungünstig.

Daß die Clausilien zum Tragen ihres Gehäuses eines Werkzeuges bedurften, nachdem die eigene Körperkraft hierfür nicht ausreichte, und daß sie ein solches in dem Schließknöchelchen auch erwarben, konnte ich nach den angeführten Beobachtungen mit voller Sicherheit annehmen. Doch in welcher Weise der Apparat funktionierte, wie er gehandhabt wurde und zustande kam, blieb mir vorerst unverständlich. Es bedurfte, um dies kennen zu lernen, da die vorhandene Literatur nicht geeignet war, darauf zu leiten, jenes vielverzweigten, oft recht schwierigen Studiums, das ich im Vorhergegangenen anzudeuten versucht.

Der Sinus des Bruchsackes erfüllt bei der weitaus größten Zahl der Stylommatophoren während der Austrittsdauer des Körpers bloß den letzten Umgang der Schale, bei den Clausilien hingegen $3^1/_2$, ja sogar 4. Es kann somit hier eine verhältnismäßig sehr große Menge Luft aufgenommen und eingeschlossen werden, durch deren Komprimierung ein ausnehmend kräftiger Druck erzeugt wird, der auch auf die Seitenwände der Unterlamellenrunzel einwirken muß. Damit wird die Clausiliumplatte gegen die Unterlamelle gedrückt

und die zwischen beiden eingeschaltete Clausiliummembran unverrückbar eingeklemmt. Hierdurch gewinnt der Spindelmuskel eine zweite Anhaftstelle, die der Gehäusemündung ganz nahe gerückt ist, wodurch das Aufrichten der Schale über dem Körper bei Anwendung eines geringen Kraftaufwandes gelingt.

Nach den Studien, die ich an fossilen und lebenden Clausilien machte, differenzierte sich schon der Urtypus in mehrere Stämme, aus welchen dann die verschiedenen Gattungen hervorgingen. Die phylogenetische Entwicklung des Tragapparats nahm bei allen den gleichen Verlauf, überall trat zuerst die Oberlamelle auf, der die Unterlamelle sowie die Gaumenfalten folgten. Ein Schwanken in der Reihenfolge konnte ich an keiner Stelle feststellen, so daß es den Anschein hat, daß mit dem Auftreten der Oberlamelle der erste Schritt zur Durchführung eines bereits feststehenden Planes erfolgte.

Ein Abschwenken von dieser Entwicklungsrichtung ist allerdings in einem Falle nicht zu übersehen. Schon im mittleren Pliocän trat bei *Triptychia* ein Wandern der Spindelmuskel-Anhaftstelle von der Spitze in der Richtung gegen die Mündung auf, was ein Abwerfen der Gehäusespitze zur Folge hatte. Damit kam eine geringere Spannung der Organe sowie infolgedessen eine geringere Verengung des letzten Umganges zustande. Die weitere Folge davon war, daß die Oberlamelle kurz blieb und weit weniger tief in den Schlund eindrang als bei nicht decollierten Arten, wo es den Anschein hat, als wenn die Ober- durch eine angehängte Spirallamelle verlängert wäre. Das Wandern der Muskelanhaftstelle brachte den Arten, bei welchen es auftrat, zweifellos unverkennbare Vorteile. Es wurde damit das Gewicht der Schale verkleinert und ihr Schwerpunkt in proximaler Richtung verschoben. Doch auch ein Nachteil trat damit auf, der die Vorteile weit überwog. Durch die Verlängerung des Spindelmuskels nach vorn wurde der Entwicklung des Tragapparats entgegengewirkt, und die Gattung, deren Arten zumeist sehr große Gehäuse zu tragen hatten, ging schon im Pliocän zugrunde. Welche Ursachen zum Abwerfen der Spitzen bei rezenten Clausilien, was namentlich bei der Gattung *Siciliaria* auftritt, Veranlassung geben, blieb mir noch unbekannt. Dem Anscheine nach übt dies keinen Einfluß auf die Gestaltung des Tragapparats aus, da das Abwerfen der Spitze und wahrscheinlich auch das Wandern der Anhaftstelle des Spindelmuskels erst nach vollendetem Gehäusebau erfolgt.

Sobald das Clausilium entstanden war, begannen daran Einrichtungen aufzutreten, durch welche die Wirkung des Apparats eine mehr oder weniger ausgiebige Steigerung erfuhr. Bei manchen Formen der Alopien bildete sich an der unteren Fläche der Unterlamelle, nahe an deren Vorderkante ein Knötchen, das in einem entsprechenden Ausschnitt der Clausiliumplatte hineinragt. Durch diese Einrichtung, der wir auch bei *Herilla*, *Clausiliastra* und anderen Gattungen begegnen, wird die Clausiliummembran wie mittels eines Riegels an die Unterlamelle geheftet, womit einem Abgleiten in der Richtung des Zuges entgegengewirkt wird. Bei anderen Gruppen verschmälert sich das Vorderende der Platte zu einer Spitze, die bis an die Vorderkante der Lamelle heranreicht und dort die Membran festhält. Bei *Uncinaria* bildet sich die Spitze zu einem langen Haken aus, der der Lamellenkante aufliegt. Noch besser entwickelte Haftvorrichtungen finden sich bei asiatischen Clausilien, so namentlich bei *Cl. becki* Pilsb. und *thaumatopoma* Pilsb.

Dafür scheinen die mit dem Tragapparat im Zusammenhang stehenden Organe nicht immer einwandfrei entwickelt zu sein. Ich habe schon früher hervorgehoben, daß ein Losbrechen des Clausiliums von der Spindel während des Körperaustrittes aus der Schale ausgeschlossen sei. Anders verhält es sich beim Zurückziehen in das Gehäuse. Geschieht dies ausnehmend rasch, dann kommt es ab und zu vor, daß der Stiel des Clausiliums abbricht, da die Platte nicht genügend glatt aus der Tasche herausgleiten kann. Das elastische Stielchen wird dabei zu stark gebogen, was an dem Herausschleudern des Clausiliums aus der Gehäusemündung nach erfolgtem Bruch erkennbar ist. Ein einmal verloren gegangenes Clausilium wird nie wieder regeneriert.

Einer bemerkenswerten Erscheinung begegnete ich bei *Herilla dacica* Rm. aus dem Miljačkatal bei Sarajevo in Bosnien. Trotzdem daß ihr Tragapparat ziemlich gut entwickelt erscheint und das Verhältnis zwischen dem Gewicht des Tieres und dessen Gehäuse kein ungünstiges ist, schleppt sie letzteres dennoch nach und trägt es niemals aufgerichtet. Der Apparat versagt hier bereits und genügt nicht zum Tragen der Schale. Möglicherweise tritt diese Erscheinung auch bei anderen Clausilienarten auf, die ein ausnehmend großes und dabei langgestrecktes Gehäuse besitzen.

Ich beobachtete ferner bei einer kleinen Art — wenn ich mich recht erinnere, so war dies *Cusmicia dubia* Drp. —, daß das Tier seine Schale trotz herausgebrochenem Clausilium aufrecht trug.

Ob in diesem Falle das Stielchen unversehrt blieb und beim Tragen genügte oder aber ob schon die Lamellen und Gaumenfalten wie bei den Pupiden ausreichten, die Last zu heben, ist noch festzustellen. Letzteres scheint nicht wahrscheinlich zu sein, da in diesem Falle das Clausilium bereits überflüssig geworden und bei einer oder der anderen Art wieder verloren gegangen wäre, was jedoch nicht zutrifft. Das einzige Beispiel für eine Rückentwicklung des Tragapparats, das ich früher einmal aufstellte [1]) und nach welchem sich *Alopia adventicia* Km. zu *Alopia nixa* Km. abschwächen sollte, konnte auf Grund späterer Untersuchungen als irrtümlich festgestellt werden.

Es hat schon v. Vest die Beobachtung gemacht, daß Clausilien, die an Meeresküsten oder auf nebeligen Höhen leben, ein schwächliches oder auch gar kein Clausilium bauen. Ich fand dies bestätigt und die Erklärung, daß an solchen Lokalitäten die Lebensbedingungen der Tiere ununterbrochen erfüllt bleiben, so daß sie an ihrer Geburtsstätte auf einer kleinen Fläche ihr ganzes Leben hindurch verweilen können, welche Annahme in der großen Individuenzahl, die an den bezeichneten Örtlichkeiten auftritt, eine Bestätigung findet. Sobald sich dies änderte, erwachte bei ihnen der Wandertrieb, der durch die schwere Last ihres Gehäuses so lange gehemmt blieb, bis der Tragapparat zustande gekommen war. Wäre dies nicht erfolgt, dann hätte ihre Verbreitung über andere Gebiete nicht stattfinden können, und der Urstamm würde sich dann auch nicht zu der heutigen artenreichen Familie differenziert haben.

1) Prodromus zu einer Monographie des Clausilien-Subgenus Alopia, Hermannstadt, 1893, p. 39.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 11.

Fig. 1—4. Schematische Darstellung zur Entstehungserklärung der Asymmetrie des Pallialkomplexes und der Chiastoneurie des Nervensystems bei den Gastropoden. Fig. 1*ab* rechtsseitige, Fig. 3*ab* linksseitige Bruchlinie.

Fig. 5. Venae pulmonales einer *Clausilia*. *Vp* Venae pulmonales, *Ppr* Principalfalte.

Fig. 6. Schematischer Querschnitt durch den Mantel und die Schale einer Clausilie. *Cl* Clausilium. *Clm* Clausiliummembran. *Li* Unterlamelle. *Lir* Unterlamellenrunzel. *Ls* Oberlamelle. *Lsr* Oberlamellenrunzel. *Pn* Pneumostom. *Ppr* Principalfalte. *Pr* Principalrunzel. *R* Darm. *Vi* untere, *Vs* obere Vena pulmonalis.

G. Pätz'sche Buchdr. Lippert & Co. G. m. b. H., Naumburg a. d. S.